Phosphorhaushalt und planktische Primärproduktion im Vierwaldstättersee (Horwer Bucht)

Von RENÉ GÄCHTER

Eidg. Anstalt für Wasserversorgung,
Abwasserreinigung und Gewässerschutz
an der Eidg. Techn. Hochschule Zürich
Direktion: Prof. Dr. O. Jaag

INHALTSVERZEICHNIS

1. Einleitung und Problemstellung	2
2. Methodik	5
2.1 <i>Physikalische Bestimmungsmethoden</i>	6
2.2 <i>Chemische Analysenmethoden</i>	6
2.3 <i>Biologische Untersuchungsmethoden</i>	7
3. Seeuntersuchungen	7
3.1 <i>Lage und Orographie des Gewässers</i>	7
3.2 <i>Physikalische Untersuchungen</i>	8
3.2.1 Temperatur	8
3.2.2 Lichtmessungen	8
3.3 <i>Chemische Untersuchungen</i>	10
3.3.1 Sauerstoff	10
3.3.2 Stickstoff	12
3.3.3 Phosphat (PO_4)	13
3.3.4 Gelöste organische Phosphorverbindungen (GOP)	16
3.3.5 Geformter oder partikulärer Phosphor (PP)	18
3.3.6 Gesamtphosphor	19
3.3.7 Phosphorzufuhr zur trophogenen Schicht	24
3.4 <i>Biologische Untersuchungen</i>	25
3.4.1 Qualitative und quantitative Planktonanalysen	25
3.4.2 Primärproduktion und Phosphor	28
3.4.3 Primärproduktion und Licht	30
4. Versuche	32
4.1 Versuch vom 27. 7. 66 bis 14. 8. 66	35
4.2 Versuch vom 11. 10. 66 bis 20. 10. 66	39
4.3 Versuch vom 16. 12. 66 bis 5. 1. 67	41
4.4 Versuch vom 2. 3. 67 bis 17. 3. 67	44
4.5 Versuch vom 28. 4. 67 bis 16. 5. 67	46
4.6 Versuch vom 28. 6. 67 bis 12. 7. 67	50

5. Diskussion	54
5.1 <i>Phosphataufnahme</i>	54
5.2 <i>Sedimentationsverluste</i>	55
5.3 <i>Einfluss der künstlich erhöhten Gesamtphosphorkonzentration auf die Entwicklung einzelner Phytoplankter</i>	56
5.4 <i>Einfluss der künstlich erhöhten Gesamtphosphorkonzentration auf die planktische Primärproduktion im Verlaufe eines Jahres</i>	60
6. Schlussfolgerungen	62
7. Zusammenfassung	62
Summary	64

1. Einleitung und Problemstellung

Wie aufgrund von Untersuchungen an Sedimentbohrkernen gezeigt werden kann, gehörten die grösseren und tieferen Seen der Nordschweiz bis vor wenigen Jahrzehnten dem oligotrophen Typus an [1, 2]. Ihr Wasser war nährstoffarm, und der im Wasser gelöste Sauerstoff muss im allgemeinen genügt haben, um die autochthon produzierte und allochthon eingeschwemmte organische Substanz auf aerobem Wege abzubauen. Heute jedoch befindet sich ein grosser Teil dieser Seen im eutrophen Zustand. Ihr Wasser ist nicht mehr blaugrün und klar, sondern meist trübe und weist je nach Jahreszeit mancherlei Vegetationsfärbung auf. Massenentfaltungen von verschiedenen Phytoplanktern im Pelagial und Veralgung und Verkrautung der Litoralzone sind charakteristische Erscheinungen für diesen Seentyp. Der gelöste Sauerstoff reicht nicht mehr aus, um die allochthon und autochthon produzierte organische Substanz vollständig zu mineralisieren. Das Sediment ist nicht mehr hellgrau oder braun, sondern periodisch oder dauernd durch Eisenmonosulfid schwarz gefärbt.

Für diese Eutrophierungserscheinungen wird die vermehrte Nährstoffzufuhr durch Abwasser sowie die Erosion und Auswaschung von landwirtschaftlich intensiv genutztem Kulturland verantwortlich gemacht. Zwar bewirken mechanisch-biologisch gereinigte Abwässer keine unmittelbare Verschmutzung des Vorfluters mehr, enthalten aber beträchtliche Mengen an Nährsalzen gelöst und begünstigen daher, dank ihrer düngenden Wirkung, das Wachstum von Algen und höhern Wasserpflanzen.

Im natürlichen Gewässer sind die zehn als Kernnährstoffe geltenden Elemente von SACHS und die zum Wachstum nötigen Spurenelemente nicht dem Bedarf des Planktons entsprechend im richtigen Verhältnis gelöst. In den meisten Fällen ist zum Beispiel das Kohlenstoffangebot viel zu gross, während die gelösten Phosphor- und Stickstoffverbindungen als wichtige weitere Nährstoffe nur in unverhältnismässig kleinen Konzentrationen auftreten. Das Liebig'sche «Gesetz vom Minimum» besagt, dass derjenige unter den verschiedenen Wirkungsfaktoren, der am meisten im Minimum ist, den gesamten Ertrag bestimme.

MITSCHERLICH'S [3] Versuche mit Ackerpflanzen ergaben, dass der Ertrag nicht nur durch den am meisten im Minimum befindlichen Faktor bestimmt werde, sondern dass jeder Wachstumsfaktor eine ganz bestimmte qualitative und quantitative Wirkung auf die Ertragshöhe von Pflanzen habe. Das von ihm formulierte Gesetz lautet: «Mit der Steigerung eines jeden dieser Faktoren steigt der Pflanzenertrag proportional dem Ertrage, welcher an dem unter den gegebenen Bedingungen erzielbaren Höchstertrage fehlt. Dieser Anstieg muss um so schneller erfolgen, je grösser

der dem einzelnen Wachstumsfaktor typische Wirkungsfaktor ist und je geringere Mengen des betreffenden Faktors der Pflanze bisher zur Verfügung standen.» VERDUIN [4] geht mit MISCHERLICH einig und betont, dass das Wirkungsgesetz der begrenzenden Faktoren nicht allzusehr simplifiziert werden darf, wenn es in seiner Bedeutung richtig bleiben soll. Wird daher ein Faktor dann als begrenzend bezeichnet, wenn eine Erhöhung seiner Wirkung (Konzentration oder Intensität) eine höhere Wachstumsrate bewirkt, so können verschiedene Faktoren gleichzeitig begrenzend wirken.

Für den praktischen Seenschutz, dessen Ziel es ist, die trophische Entwicklung der Seen zu stoppen oder zumindest zu verlangsamen, bedeutet das, dass eine weitere Zufuhr jener Stoffe, die das Ausmass der Primärproduktion entscheidend zu steigern vermögen, unterbunden werden muss. Manche Autoren nennen Phosphate, andere Stickstoffverbindungen als Urheber der Eutrophierung, und eine dritte Gruppe, die den Einfluss von Vitaminen und Wuchsstoffen untersucht, zeigt, dass Massenfaltungen von planktischen Algen mit mineralischen Nährstoffanalysen allein oft nicht erklärt werden können [5].

In schweizerischen Alpenrandseen treten Phosphorverbindungen natürlicherweise nur in sehr niedrigen Konzentrationen auf. Stickstoffverbindungen werden leichter aus Kulturböden ausgewaschen als Phosphate, Regenwasser kann beträchtliche Mengen Nitrat enthalten, und zudem vermögen einige Blaualgen und Bakterien elementaren Stickstoff zu assimilieren [6–10]. Es wird daher angenommen [11, 12], dass in den meisten grossen Alpenrandseen und namentlich im Vierwaldstättersee, wo die epilimnischen Phosphatkonzentrationen oft unter $0,2 \mu\text{g PO}_4\text{-P/l}$ sinken, in erster Linie Phosphat der begrenzende Faktor der photosynthetischen Primärproduktion sei. Einschränkend muss hier erwähnt werden, dass nach einer Zusammenstellung von LUND [13] keine der im Vierwaldstättersee gefundenen Blaualgen mit Sicherheit elementaren Stickstoff zu assimilieren vermag und dass, wie Versuche von MACKERETH [14] an *Asterionella formosa* gezeigt haben, der chemisch bestimmte Wert $0 \mu\text{g P/l}$ von der Empfindlichkeit der Analysenmethode abhängt und vom physiologischen Nullwert noch weit entfernt sein kann. GESSNER [15] formulierte daher den Satz: «Die Frage, ob ein Stoff im Wasser die Rolle eines Minimumfaktors spielt, mündet also in das Problem ein, welche Kräfte den Zellen zur Verfügung stehen, um Ionen an sich zu reissen.»

Ein weiterer Hinweis auf einen möglichen Zusammenhang zwischen Erhöhung der Phosphatkonzentration und dem Anstieg der Phytoplanktondichte ist aus Untersuchungen am Bodensee bekannt [16, 17]. Es gilt als unbestritten, dass die zunehmende rasche Eutrophierung der Seen auf Abwassereinflüsse und intensiv betriebene Landwirtschaft zurückzuführen sind. Dabei gelangen aber neben den Phosphaten noch viele andere Nähr- und Spurenelemente in den See, die für die erhöhte Algenproduktion verantwortlich gemacht werden könnten. Der Anstieg der Phosphatkonzentration und der wachsende «standing crop» des Phytoplanktons in den letzten Jahrzehnten sind also vorerst nur als zwei parallel verlaufende Erscheinungen zu werten, zwischen welchen kein kausaler Zusammenhang bewiesen ist.

Aufgrund der angeführten Analogieschlüsse kann zwar eine begrenzend Wirkung des Phosphors vermutet werden, sicher erkannt wird sie jedoch nur, wenn eine kontrollierte Erhöhung der Phosphatkonzentration vom Gewässer mit erhöhter

Produktion beantwortet wird. Das bedeutet, dass es unumgänglich ist, zur Beantwortung dieser Fragen das Experiment zu Hilfe zu nehmen.

THOMAS [11] und BRINGMANN und KÜHN [18] und SKULBERG [19] beschreiben Methoden zur qualitativen Erkennung von Minimumsstoffen und zur quantitativen Erfassung ihrer Begrenzungswirkung. Dabei wird das zu testende Wasser mit Algen beimpft und der Zuwachs bei verschiedener Nährstoffzugabe nach mehrtägiger Expositionszeit bestimmt. In allen Experimenten, in welchen die Konzentration eines Nährstoffs sehr stark erhöht wird, besteht aber die Gefahr, dass Spurenelemente als Verunreinigung in solchen Konzentrationen eingeschleppt werden, so dass sie das Wachstum zu stimulieren vermögen. Das bedeutet, dass im Extremfall nicht die Wirkung des zugesetzten Nährsalzes, sondern jene seiner Verunreinigungen gemessen würde. Die zugesetzten Nährstoffmengen sollten daher möglichst niedrig gehalten werden. Ferner gilt es zu bedenken, dass die in der angewandten Limnologie im Zusammenhang mit Eutrophierungsproblemen gestellten Fragen durch die spezifische Reaktion eines isolierten Organismus unter künstlichen Bedingungen nur entfernt beantwortet werden. Unter Umständen erhält man aber mit in situ ausgeführten Experimenten, wie sie von GOLDMAN [20], RYTHÉ und GUILLARD [21], MENTZEL und RYTHÉ [22], GOLDMAN [23] und STRICKLAND [24] beschrieben wurden, Resultate, die besser auf natürliche Verhältnisse extrapoliert werden können. Obwohl auch in solchen Experimenten neben den gewollten stets auch unerwünschte, schlecht oder überhaupt nicht kontrollierbare Veränderungen in das zu untersuchende System eingeführt werden, scheinen sie uns geeignet, als Ergänzung zu Freilanduntersuchungen, zur Lösung der Frage über den Zusammenhang von Primärproduktion und Phosphorhaushalt beitragen zu können. Angeregt durch STRICKLAND [25] wurden daher «Nährstofftestzellen» konstruiert, die es erlauben, den Einfluss von zugeführten Nährstoffen auf die Entwicklung von natürlichen Planktonpopulationen in etwa 1400 l Kulturvolumen in situ zu verfolgen.

Ziel dieser Arbeit ist es, die jahreszeitlich bedingten Veränderungen des limnischen Phosphorhaushalts so weit als möglich zu erfassen, durch In-situ-Experimente mit Hilfe der C^{14} -Methode zu prüfen, ob durch Phosphatdüngung eine erhöhte Kohlenstoffassimilation bewirkt werde, und abzuklären, ob und wie weit sich durch diese Düngung qualitative Veränderungen im Phytoplankton ergeben.

Zudem soll aufgrund von monatlich durchgeführten chemischen und biologischen Erhebungen versucht werden, den Trophiegrad des untersuchten Seeteils festzustellen; dies erstens, um es dem Leser zu ermöglichen, sich vom Gewässer ein möglichst genaues Bild zu machen, und zweitens, um für die limnologische Beurteilung der Auswirkungen projektierter Sanierungsmassnahmen eine Basis zu schaffen, denn die Gemeinde Horw (10000 Einwohner) plant in naher Zukunft, die Abwässer gänzlich vom See fernzuhalten.

Diese Arbeit wurde im Hydrobiologischen Laboratorium der ETH in Kastanienbaum ausgeführt. Herrn Prof. Dr. O. Jaag, Direktor der Eidgenössischen Anstalt für Wasserversorgung, Abwasserreinigung und Gewässerschutz (EAWAG), der das Laboratorium untersteht, möchte ich für die Bereitstellung von Arbeitsräumen und Material und die grosszügige finanzielle Unterstützung dieser Arbeit herzlich danken. Danken möchte ich auch Herrn Dr. H. Ambühl, dem Leiter der Limnologischen Abteilung der EAWAG und des Laboratoriums Kastanienbaum für sein Interesse,

das er dieser Arbeit entgegenbrachte, für die vielen Hinweise und die Kritische Sichtung des Manuskriptes. Zu Dank verpflichtet bin ich auch Fräulein Dr. Marianne Pavoni für die Einführung in den Formenkreis des Phytoplanktons, Frau M. M. Bezzegh-Galántai und ihren Mitarbeitern für die Messung der vielen C^{14} -Proben und Herrn E. Schwager und allen andern Mitarbeitern der Versuchsanlage Tüffenwies für die grosse Hilfsbereitschaft und die prompte Ausführung der Nährstofftestzellen und den Bau des Rotationslichtthermostaten. Danken möchte ich schliesslich den Herren M. Egger, H. Bachmann, B. Ribí und M. Schmid für manche Mithilfe beim Exponieren der Nährstofftestzellen sowie Herrn dipl. sc. nat. U. Zimmermann für die Mithilfe bei sämtlichen Probenahmen, für die Überlassung seiner Planktonzählresultate und die vielen Hinweise und Ideen, die sich aus ungezählten, ausgedehnten Diskussionen mit ihm ergaben.

2. Methodik

In den Jahren 1965–1967 wurden an dem in Abb. 1 bezeichneten Punkt vom verankerten Schiff aus monatlich Proben erhoben. Die genaue Stelle wurde jeweils mit Hilfe von Fixpunkten am Land mit einem Pentaprisma eingemessen. Das Wasser wurde mit einem Friedinger Wassers schöpfer von 5 l Volumen aus folgenden Tiefen entnommen: 0,0 m, (1,0 m), 2,5 m, 5,0 m, 7,5 m, 10,0 m, 12,5 m, 15,0 m, (17,5 m), 20,0 m, 30,0 m, 50,0 m, 71,0 m. Die Wassertiefe beträgt rund 72 m. Die Sauerstoffproben (rund 300 ml) wurden nach WINKLER [26], das Phytoplankton mit Lugolscher Lösung (Jod-Jodkali) nach UTERMÖHL [27] an Ort und Stelle sofort fixiert.

Abb. 1. Lage der Meßstelle.

2.1 *Physikalische Bestimmungsmethoden*

1. Temperatur: Die Temperaturen wurden mit dem «Oxytester» [28] elektrometrisch bestimmt.

2. Optik: Die vertikalen Extinktionskoeffizienten von verschiedenen Wellenlängen wurden mit einem Selenphotoelement gemessen. Dabei wurden folgende Filterkombinationen vorgeschaltet:

Filter:	BG 12	VG 9	RG 2
Spektralbereich [nm]:	320–520	440–660	600–740

2.2 *Chemische Analysenmethoden*

Neben Sauerstoff und pH-Wert wurden folgende Komponenten quantitativ erfasst:

Aus dem Rohwasser: Gesamtphosphorkonzentration und Säurebindungsvermögen (SBV). Aus dem Filtrat (Filtration durch gewaschene Filter MF50 der Membranfiltergesellschaft Göttingen): Gesamtphosphor-, Phosphat- und Nitrationenkonzentration.

Es wurden dabei folgende Methoden angewandt:

Sauerstoff: Zur Ermittlung des Sauerstoffgehalts wurde etwa ein Drittel des Wassers über dem sedimentierten Manganhydroxyd abgesogen, der Niederschlag mit 2 ml reiner konzentrierter Salzsäure und einer Spatelspitze Kaliumiodid p. a. gelöst. Um eine Störung der Analyse durch den Luftsauerstoff auszuschliessen, wurde unter Stickstoffatmosphäre mit $n/10$ -Na-Thiosulfatlösung gegen farblos titriert. Als Indikator wurde 0.5prozentige Stärkelösung verwendet.

pH-Wert: Der pH-Wert wurde durch elektrometrische Messung bestimmt. (pH-Gerät Typ PHM24 Radiometer mit Glaselektrode.)

Karbonathärte: Nach Vorschrift im Schweizerischen Lebensmittelbuch (4. Auflage), modifiziert nach BERGER (mündliche Mitteilung). Während der Titration wurde Stickstoff durch die Probe geleitet. Dadurch erreicht man eine gute Durchmischung von Wasserprobe und zugegebener Salzsäure, und die entstandene Kohlensäure wird sofort ausgetrieben. Durch diese Versuchsanordnung ist es möglich, den Endpunkt der Titration genauer zu erfassen. Zudem kann das Auskochen der Probe, das sonst zur genauen Ermittlung des Endpunkts nötig ist, umgangen werden.

Gesamtkohlenstoff: Der Gehalt an anorganischem Kohlenstoff (Kohlensäure, Bikarbonat, Karbonat) wurde aus pH-Wert und SBV nach HARVEY und RODHE [29] berechnet.

Phosphat: Bestimmung nach Ammoniummolybdat-Zinnchlorid-Methode nach OHLE [30], modifiziert nach AMBÜHL und SCHMID [31].

Gesamtphosphor: Nach der durch OHLE [30] eingeführten und durch SCHMID und AMBÜHL [32] verfeinerten Methode mit nassem Aufschluss mit Schwefelsäure und Wasserstoffsuperoxyd als Oxydationsmittel, anschliessender Neutralisation mit Ammoniak und Bestimmung nach Phosphatmethode.

Nitrat: Salicylatmethode nach MÜLLER und WIDEMANN [33].

2.3 Biologische Untersuchungsmethoden

Qualitative und quantitative Planktonuntersuchungen:

50 ml der mit Jod-Jodkali fixierten Wasserproben wurden in mit Deckglas versehene Röhrenverbundkammern gefüllt. Das sedimentierte Plankton wurde nach 48stündiger Absetzzeit im Umkehrmikroskop nach UTERMÖHL [27] ausgezählt.

Messung der Primärproduktion:

Nach STEEMAN-NIELSEN [35] wurden etwa 100 cm³ Probenwasser mit etwa 8 μ C einer sterilen Lösung von NaHCO₃ versetzt und während 4 Stunden in horizontaler Lage in situ oder im Rotationslichtthermostaten exponiert. In jedem Messprofil wurde in zwei Tiefenstufen (1,0 m und 10,0 m) auch die Dunkelassimilation gemessen. Hierzu wurden die Probeflaschen in Aluminiumfolie verpackt. Dadurch kann eine Erwärmung der Dunkelproben durch Lichtabsorption weitgehend vermieden werden. Nach 4 Stunden wurden 25 ml Probenwasser filtriert (Göttinger Membranfilter MF 30) und die Filter mit «Rubber Cement» in ein Aluminiumschälchen geklebt. Um adsorbiertes, anorganisches C¹⁴ auszutreiben, wurden die Zählschälchen während 20 Minuten über rauchender Salzsäure exponiert und nachher bis zur Messung der Aktivität über Blaugel im Exsikkator aufbewahrt. Die Ampullenaktivität wurde mit der Bariumkarbonatmethode bestimmt und die Impulsfrequenz der Schichtdicke 0 mg/cm² empirisch ermittelt [36]. Die Aktivität der C¹⁴-Proben wurde mit dem Methandurchflusszähler FH 407 der Firma Friesseke und Höpfner gemessen. Bei der Berechnung der Assimilationsraten wurde ein Korrekturfaktor von 1,06 für den Isotopeneffekt berücksichtigt.

3. Seeuntersuchungen

3.1 Lage und Orographie des untersuchten Sees

Die Horwer Bucht, ein Becken des stark gegliederten Vierwaldstättersees, liegt 5,5 km südlich Luzern auf 47° nördlicher Breite und 8° 18' E von Greenwich. Das annähernd rechteckige Becken von 1 × 1,5 km Uferlänge ist maximal 72 m tief, und sein Volumen beträgt 7,2 · 10⁷ m³. Bei einer Seeoberfläche von 1,69 km² ergibt sich eine mittlere Tiefe $\bar{V}/0$ von 42,6 m. Das Volumen der trophogenen Schicht (0–10 m)

Tab. 1.

Isobathenflächen [km ²]		Volumen [m ³ 10 ⁷] ¹⁾		Volumen [%]
0 m	1,69	0–10 m	1,590	22,2
14 m	1,43	10–20 m	1,405	19,6
24 m	1,25	20–30 m	1,272	17,7
34 m	1,23	30–40 m	1,140	15,9
44 m	0,92	40–50 m	0,896	12,4
54 m	0,68	50–60 m	0,604	8,4
64 m	0,32	60–70 m	0,278 ²⁾	3,8

¹⁾ Berechnet durch lineare Interpolation ²⁾ Extrapolation] der Isobathenflächen nach der Formel $V = (A + B + AB) H/3$ wobei A die Oberfläche, B die Unterfläche und H die Höhe der betreffenden Schicht bedeutet.

verhält sich zu jenem der tropholytischen Schicht wie 1:3,5. Aufgrund dieser Daten müsste es sich nach THIENEMANN [37], abgesehen von den heute allerdings massiven menschlichen Einflüssen, um ein ursprünglich oligotrophes Gewässer handeln.

3.2 Physikalische Untersuchungen

3.2.1 Temperatur

Die Wassertemperatur beeinflusst das planktische Leben im Verlaufe eines Jahres in vielfacher Weise. Sie bestimmt die Assimilations- und Dissimilationsgeschwindigkeiten (RGT-Regel) und beeinflusst durch die Veränderung der inneren Reibung die Sinkgeschwindigkeit des Planktons. Gegeben durch den Zusammenhang von Temperatur und spezifischem Gewicht bestimmt sie den Grad der Schichtungsstabilität und nimmt damit auf die Nährstoffversorgung der trophogenen Schicht wesentlichen Einfluss.

In Abb. 2 ist der Gang der Temperatur während der Untersuchungsperiode festgehalten. Die höchsten Temperaturen an der Oberfläche wurden im August, die niedrigsten im Februar gemessen. Über dem Grund lagen sie während der ganzen Zeit um rund 4,5°C. Ausgeprägte inverse Schichtungen konnten nie festgestellt werden.

3.2.2 Lichtmessungen

Wenn monochromatisches Licht eine Wasserschicht der Dicke x passiert, verringert sich seine Intensität nach der Gleichung:

$$I_x = I_0 \cdot e^{-kx},$$

wobei k vertikaler Extinktionskoeffizient ist. Wird die Lichtintensität im halblogarithmischen Maßstab gegen die Tiefe aufgetragen, so ergibt sich deshalb eine Gerade. Um die optischen Eigenschaften eines homogenen Gewässers zu beschreiben, genügt es daher, neben der Oberflächenintensität (= 100%) für jeden Spektralbereich noch je einen Punkt zu fixieren. In Tab. 2 sind für die verschiedenen Daten jene Tiefen zusammengestellt, in welchen für die entsprechenden Spektralbereiche 10% der Oberflächenintensität registriert wurde. Unterhalb dieser 10%-Grenze konnte in einigen Fällen ein von obiger Gleichung abweichendes Verhalten beobachtet werden. Mit diesen «Abnormitäten», die z.T. mit einer Veränderung der Algendichte erklärt werden können, wird sich ZIMMERMANN [66] auseinandersetzen.

Aus Tab. 2 ist ersichtlich, dass das grüne Licht während des ganzen Jahres am tiefsten ins Wasser eindrang.

Tab. 2. Tiefen, in welchen für die verschiedenen Spektralbereiche noch 10% der Oberflächenintensität ($I_{0,05}$) gemessen wurde (Angaben in m).

	1966					1967									
	13. 6.	15. 7.	14. 8.	20. 9.	20.10.	17.11.	13.12.	11. 1.	17. 2.	17. 4.	17. 5.	14. 6.	14. 7.	15. 8.	
BG12 (blau)	2,9	4,8	2,6	3,1	2,5	5,9	6,4	8,2	7,4	8,0	3,3	4,2	4,3	2,1	
VG 9 (grün)	4,9	7,2	4,3	4,9	4,0	8,3	8,8	10,6	10,2	12,3	5,7	8,8	—	6,9	
RG 2 (rot)	2,9	3,2	2,5	3,0	2,3	3,2	3,8	4,2	4,4	4,5	3,0	4,0	3,6	3,0

Abb. 2. Isothermen.

3.3 Chemische Untersuchungen

3.3.1 Sauerstoff

Die in der trophogenen Schicht produzierte organische Substanz wird während der Sedimentation ganz oder teilweise mineralisiert. Da dieser Prozess Sauerstoff benötigt, während der Stagnation aber keiner durch die Oberfläche ins Hypolimnion eingetragen wird, ist die hypolimnische Sauerstoffzehrung bei Berücksichtigung der Temperatur- und Lichtverhältnisse, der Sinkgeschwindigkeit des Detritus, der Bekenform und der Hydrographie des Sees sowie des Verhältnisses von autochthoner zu allochthoner organischer Substanz ein relatives Mass für die Primärproduktion und damit indirekt für die Nährstoffversorgung des Epilimnions. Um den Zusammenhang zwischen Primärproduktion und hypolimnischer Sauerstoffzehrung quantitativ studieren zu können, müsste zudem noch jener unbekannte Teil an organischer Substanz erfasst werden, der bereits im Epilimnion dauernd oxydiert und reassimiliert wird, ohne die Sauerstoffzehrung im Hypolimnion zu beeinflussen. Das hypolimnische Sauerstoffdefizit am Ende einer Stagnationsperiode darf daher nicht als absolutes Mass für den Trophiegrad eines Gewässers gewertet werden, ermöglicht aber doch eine erste, rein qualitative Orientierung über seine Belastung mit organischer Substanz. Sowohl im Jahre 1965 als auch 1966 wurden die niedrigsten hypolimnischen Sauerstoffkonzentrationen im Oktober registriert (Abb. 3). Etwa 1 m über dem Grund lagen die Werte zu diesem Zeitpunkt in beiden Jahren knapp unter 7 mg O₂/l. (Der im September 1966 gefundene Wert von 5,7 mg O₂/l kann nur damit erklärt werden, dass die Probe etwas tiefer als normal entnommen wurde.) Aus der Tatsache, dass in März in der gleichen Tiefe in beiden Jahren mehr als 10 mg O₂/l gemessen wurde, kann geschlossen werden, dass die Zirkulation im Spätherbst und Winter bis zum Grunde vordrang. Die Sauerstoffzehrung über dem Grund betrug im Jahre 1966 rund 4 mg O₂/l oder 40% des maximal erreichten Gehaltes. Die höchsten Sauerstoffkonzentrationen über dem Grund wurden in den Monaten Februar bis April gemessen, jedoch wurde die theoretische Sättigungskonzentration, die bei 4,5°C und 437 m Meereshöhe nach SCHMASSMANN [38] 12,4 mg/l beträgt, über dem Grund nie erreicht, so dass der See bereits mit einem Sauerstoffdefizit in die Stagnationsperiode eintrat.

In seiner klassischen Arbeit über den Sauerstoffgehalt im eutrophen und oligotrophen See führte THIENEMANN [37] folgende Grössen zur Charakterisierung eines Gewässers ein:

$O_2 H/E$	mittlere Sauerstoffkonzentration des Hypolimnions $\times$ Volumen des Hypolimnions
	mittlere Sauerstoffkonzentration des Epilimnions $\times$ Volumen des Epilimnions
ΔH	(Sättigungskonzentration des Hypolimnions bei der mittleren aktuellen Temperatur) – (mittlere aktuelle Sauerstoffkonzentration des Hypolimnions)
E	Epilimnion = Wasserschicht von 0–10 m Tiefe
H	Hypolimnion = Wasserschicht von 10 m bis zum Grund.

Abb. 3. Sauerstoff-Isoplethen (Angaben in mg O_2/l).

Als Zeitpunkt zur Beurteilung wird der Hochsommer (maximal ausgeprägte Sommerstagnation) gewählt.

Bei einem echt oligotrophen See ist der Ausdruck $O_2 H/E$ im Hochsommer grösser als 1, und ΔH ist klein. Beim echt eutrophen See dagegen liegen die Werte für $O_2 H/E$ unter 1, und ΔH ist gross.

In den Jahren 1965–1967 wurden für die Horwer Bucht die folgenden Werte ermittelt:

Tab. 3.

Datum	ΔH	$O_2 H/E$	O_2 -Gehalt der grössten Tiefe
13. 9. 1965	3,1 mg O_2/l	2,7	7,3 mg O_2/l
14. 8. 1966	2,9 mg O_2/l	2,1	7,6 mg O_2/l
14. 8. 1967	3,4 mg O_2/l	2,6	6,4 mg O_2/l

Nach ÅBERG und RODHE [39] ist der Verlauf der Sauerstoffkurven als klinograd bis leicht minus-heterograd zu bezeichnen. Das lässt in unsern Breiten von einigen Spezialfällen (humose und meromiktische Seen, Seen mit kleiner mittlerer Tiefe) auf einen See mit eutrophem Charakter schliessen.

Zu Vergleichszwecken seien hier noch einige Werte der von THIENEMANN [37] untersuchten norddeutschen Seen zitiert:

Tab. 4.

	ΔH	$O_2 H/E$	O_2 -Gehalt der grössten Tiefe
Oligotrophe Seen	2,18–3,84 mg O_2/l	1,95–1,54	7,6–8,6 mg O_2/l
Übergangsseen	3,32–7,30 mg O_2/l	1,22–0,34	4,0–8,6 mg O_2/l
eutrophe Seen	5,48–8,82 mg O_2/l	0,45–0,08	1,4–5,7 mg O_2/l

Obwohl die Werte für die $O_2 H/E$ -Quotienten dank den günstigen morphometrischen Verhältnissen noch in den oligotrophen Bereich fallen, deuten die Sauerstoffkonzentrationen über dem Grund, die ΔH -Werte und namentlich der generelle Verlauf der Sauerstoffkurven während der Stagnationsperiode darauf hin, dass dieser Seeteil als «Übergangssee» in der Skala oligotroph-eutroph irgendwo zwischen diesen beiden Polen einzuordnen ist.

3.3.2 Stickstoff

Unter dem Nährelementen kommt dem Stickstoff als Baustein für sämtliche Eiweisse eine überragende Rolle zu. Im Seewasser kann er elementar, als Nitrat, Nitrit oder Ammonium vorliegen. Elementarer Stickstoff kann durch gewisse Blaualgen und Bakterien assimiliert werden (s. S. 3). Die Annahme, dass in Seen ohne starken Sauerstoffschwund das Nitrat neben gelegentlichen Spuren von Ammonium und Nitrit von der Oberfläche bis zum Grund die hauptsächlichste anorganische Stickstoffverbindung ist, wurde durch langjährige periodische Seewasserkontrollen der EAWAG an andern Stellen im Vierwaldstättersee eindeutig bestätigt. In der vorliegenden Arbeit wurde daher nur diese Komponente berücksichtigt. Die erhaltenen

Analysenresultate sind in Tab. 5 zusammengestellt. Es geht daraus hervor, dass die mittlere Konzentration während der Vollzirkulation rund 0,4 mg $\text{NO}_3\text{-N/l}$ beträgt. Ab April setzte im Epilimnion eine deutliche Zehrung ein, die die Konzentration an Nitratstickstoff bis zum Ende der Sommerstagnation in den obersten Wasserschichten bis auf 0,05 mg/l absinken liess. VOLLENWEIDER [40] untersuchte den Zusammenhang zwischen dem Trophiegrad und der Konzentration an mineralischem Stickstoff zur Zeit der Zirkulation. In seiner Skala wäre der untersuchte Seeteil aufgrund seines Nitratgehalts als oligomesotrophes bis mesoeutrophes Gewässer zu bezeichnen.

Tab. 5. Nitratkonzentrationen (Angaben in mg $\text{NO}_3\text{-N/l}$).

Tiefe [m]	1965			1966							
	13. 9.	13. 10.	17. 11.	13. 1.	16. 2.	14. 3.	14. 4.	17. 5.	13. 6.	14. 8.	20. 9.
0,0	0,20	0,15	0,23	0,37	0,32	0,33	0,21	0,15	0,15	0,10	0,05
2,5	0,20	0,17	0,23	0,36	0,32	0,32	0,20	0,22	0,20	0,06	0,05
5,0	0,21	0,26	0,24	0,26	0,37	0,32	0,23	0,26	0,23	0,12	0,11
7,5	0,20	0,27	0,24	0,36	0,32	0,34	0,31	0,27	0,25	0,10	0,15
10,0	0,24	0,27	0,24	0,37	0,32	0,32	0,34	0,28	0,26	0,16	0,19
12,5	0,25	0,29	0,24	0,36	0,35	0,33	0,36	0,32	0,26	0,18	0,20
15,0	0,27	0,32	0,25	0,37	0,35	0,34	0,36	0,32	0,27	0,20	0,25
20,0	0,35	0,33	0,24	0,37	0,35	0,36	0,40	0,34	0,33	0,29	0,29
30,0	0,40	0,37	0,35	0,37	0,35	0,38	0,39	0,41	0,38	0,37	0,42
50,0	0,40	0,38	0,38	0,37	0,35	0,40	0,39	0,45	0,41	0,40	0,44
71,0	0,40	0,40	0,39	0,40	0,37	0,42	0,42	0,45	0,41	0,45	0,44

Tiefe [m]	1966			1967							
	20. 10.	17. 11.	13. 12.	11. 1.	17. 2.	16. 3.	17. 4.	17. 5.	14. 6.	14. 7.	15. 8.
0,0	0,05	0,19	0,33	0,33	0,33	0,36	0,18	0,17	0,24	0,18	0,20
2,5	0,05	0,19	0,32	0,34	0,33	0,36	0,17	0,17	0,24	0,26	0,10
5,0	0,05	0,19	0,32	0,34	0,36	0,35	0,33	0,17	0,27	0,24	0,19
7,5	0,21	0,20	0,32	0,34	0,34	0,39	0,31	0,23	0,27	0,30	0,21
10,0	0,28	0,20	0,32	0,33	0,35	0,38	0,33	0,26	0,27	0,31	0,13
12,5	0,33	0,24	0,34	0,33	0,35	0,38	0,33	0,26	0,30	0,35	0,21
15,0	0,37	0,32	0,33	0,34	0,36	0,38	0,33	0,29	0,30	0,36	0,27
20,0	0,43	0,33	0,35	0,33	0,35	0,38	0,33	0,35	0,36	0,39	0,36
30,0	0,46	0,36	0,32	0,35	0,36	0,39	0,33	0,38	0,37	0,39	0,36
50,0	0,47	0,36	0,41	0,35	0,35	0,39	0,38	0,43	0,40	0,42	0,36
71,0	0,45	0,36	0,43	0,36	0,38	0,40	0,38	0,40	0,40	0,43	0,35

3.3.3 Phosphat

Neueste Untersuchungen von RIGLER [41] lassen es als nicht ausgeschlossen erscheinen, dass die nach der Methode von AMBÜHL und SCHMID [31] bestimmten aktuellen Orthophosphatkonzentrationen trotz ihrer hohen analytischen Präzision zu hoch ausgefallen sind, weil leicht hydrolysierbare Phosphorverbindungen in schwefelsaurer Lösung möglicherweise schon bei Zimmertemperatur hydrolysiert werden. Es ist ferner denkbar, dass durch das Platzen von Organismen während der Filtration Phosphorverbindungen ins Filtrat gelangen und durch Phosphatasen abgebaut werden (s. S. 17). Leider wurden diese vermuteten Störeinflüsse bis heute

noch nicht systematisch untersucht. Da im Sommer aber bei relativ hohen Konzentrationen an partikulärem und gelöstem Phosphor oft $0,0 \mu\text{g PO}_4\text{-P/l}$ gemessen wird (bei einer Genauigkeit von $\pm 0,2 \mu\text{g PO}_4\text{-P/l}$), darf angenommen werden, dass solche Artefakte zumindest nur eine untergeordnete Rolle spielen.

STRICKLAND und PARSONS [42] schlagen vor, die oben als $\text{PO}_4\text{-P/l}$ bezeichnete P-Fraktion mit «soluble reactive phosphorus» zu bezeichnen. In dieser Arbeit wird sie jedoch, wie es im deutschen Sprachgebiet noch allgemein üblich ist, trotz den erwähnten Einwänden als Phosphat ($\text{PO}_4\text{-P}$) bezeichnet. Der generelle Verlauf der Konzentrationsänderungen dieser Phosphorkomponente im Verlauf des Jahres wurde in Abb. 4 dargestellt. (Die exakten Einzelwerte müssen der Tab. 6 entnommen werden.) Vollständig homogene Verteilung konnte niemals, auch nicht während der Zirkulationsperioden, beobachtet werden. In den Monaten März/April setzte in guter Übereinstimmung mit der Nitratzehrung eine gleichmässige, massive Phosphatzehrung ein, die von der Oberfläche bis in grosse Tiefen reichte. Ein Vergleich mit Abb. 2 zeigt, dass diese scheinbar von der Tiefe und damit von der autotrophen Lebensweise der planktischen Algen unabhängige Zehrung durch Zirkulationsströmungen ermöglicht wurde. Nach dem Unterschreiten der $2,5\text{-}\mu\text{g-PO}_4\text{-P/l}$ -Grenze im April war die weitere Abnahme der Phosphatkonzentration deutlich verlangsamt.

Tab. 6. Phosphatkonzentrationen (Angaben in $\mu\text{g PO}_4\text{-P/l}$).

Tiefe [m]	1965				1966							
	13. 9.	13. 10.	17. 11.	16. 12.	13. 1.	16. 2.	14. 3.	14. 4.	17. 5.	13. 6.	15. 7.	14. 8.
0,0	1,0	0,5	1,8	2,4	5,2	5,0	5,8	1,4	2,2	2,4	0,6	0,0
2,5	0,8	0,7	1,7	1,0	5,2	5,0	6,0	1,4	2,0	1,2	0,6	0,2
5,0	0,8	0,2	1,4	2,6	5,2	5,0	7,2	1,3	1,9	1,2	0,6	0,8
7,5	0,9	0,5	1,5	1,8	5,2	5,8	6,0	1,0	1,2	1,9	0,6	0,8
10,0	0,9	0,4	1,1	1,7	5,8	5,8	6,4	1,2	1,5	1,1	0,6	0,8
12,5	1,0	0,9	2,0	2,4	—	—	5,8	1,1	1,3	1,0	0,6	0,2
15,0	1,0	1,5	1,9	4,1	—	4,6	6,0	0,6	1,3	0,7	0,3	0,2
20,0	2,2	0,7	1,9	2,6	6,0	5,2	6,6	2,0	1,3	1,3	0,9	0,4
30,0	—	0,9	3,9	3,4	6,0	5,5	7,8	3,6	3,2	3,2	1,6	0,4
50,0	10,0	2,6	6,9	6,8	7,5	7,0	11,0	5,1	7,0	6,8	11,3	9,3
71,0	21,6	18,6	31,1	18,2	15,0	9,3	11,8	12,6	11,5	16,0	21,6	20,0

Tiefe [m]	1966				1967							
	20. 9.	20. 10.	17. 11.	13. 12.	11. 1.	17. 2.	16. 3.	17. 4.	17. 5.	14. 6.	14. 7.	15. 8.
0,0	1,9	0,0	2,5	3,9	6,1	4,0	4,3	2,0	1,9	2,1	1,3	1,9
2,5	1,9	0,0	2,5	3,5	6,0	4,0	4,6	1,5	2,6	1,3	0,4	1,9
5,0	1,8	0,4	2,5	3,5	6,0	4,1	4,6	2,0	1,8	2,1	0,2	0,9
7,5	0,9	0,6	3,0	3,5	6,0	4,1	5,7	3,0	2,3	4,4	0,1	1,2
10,0	0,9	1,5	3,0	3,5	6,0	4,0	5,4	3,0	2,6	4,4	0,3	1,1
12,5	0,4	2,6	4,0	3,5	6,0	4,0	6,5	3,0	1,5	4,4	0,0	1,2
15,0	0,6	3,0	6,0	3,5	6,0	4,0	6,1	3,0	1,5	5,1	0,2	0,3
20,0	0,6	3,9	6,5	3,5	6,0	3,8	9,8	3,0	4,9	5,0	0,7	1,4
30,0	1,4	5,4	8,3	3,6	6,2	4,0	9,5	4,0	5,8	6,5	6,2	2,6
50,0	7,0	7,6	12,3	11,5	6,1	4,1	8,9	9,0	13,3	9,6	10,8	13,2
71,0	46,0	25,4	19,5	20,0	6,9	7,6	8,9	11,0	18,0	16,9	21,6	20,8

Abb. 4. Orthophosphat-Isoplethen (Angaben in $\mu\text{g PO}_4\text{-P/l}$).

Minimale Konzentrationen von weniger als $1 \mu\text{g PO}_4\text{-P/l}$ wurden erst im Juli/August erreicht. Dass die Phosphatzehrung auch jetzt noch tiefer als die trophogene Schicht reichte, kann z. T. damit erklärt werden, dass der Vierwaldstättersee auch im Hochsommer keine sehr ausgeprägte thermische Schichtung zeigt und damit eine schwache Teilzirkulation bis in rund 30 m Tiefe ermöglicht. Andererseits ist damit zu rechnen, dass absinkendes Plankton auch unterhalb des Kompensationspunkts prä mortal noch Phosphat zu binden vermag. Der kleine Konzentrationsgradient in der Wasserschicht 0–20 m berechtigt aber zur Annahme, dass die Phosphatzufuhr zur trophogenen Schicht durch turbulente Strömungen und Diffusion, verglichen mit der Belastung durch Abwasser (vgl. S. 24), während des ganzen Sommers vernachlässigt werden kann.

Unmittelbar nach der von der Oberfläche her einsetzenden Phosphatzehrung setzte vom Seegrund her eine deutliche Zunahme der Phosphatkonzentration ein, die im tiefen Hypolimnion im September ihr Maximum erreichte. Erste Messungen von BLÖSCH (unveröffentlicht) (vgl. S. 23) lassen vermuten, dass ein grosser Teil des sedimentierten PP den Seegrund unverändert erreicht und daher während des Absinkens wenig zum Konzentrationsanstieg im Hypolimnion beiträgt. Die fortschreitende Mineralisation am Seegrund entzog sich der Analyse, da keine extrem bodennahen Proben entnommen wurden. Sie erklärt aber den plötzlichen Anstieg der PO_4 -Konzentration in der gesamten Wassermasse während der Frühjahrszirkulation (März 1966/67). Wie gross die im Sediment jährlich zurückgehaltenen Phosphormengen sind, kann aufgrund der wenigen Sedimentationsmessungen noch nicht beurteilt werden. Angaben von ZÜLLIG [2] lassen jedoch vermuten, dass es sich um beträchtliche Mengen handeln kann. Er ermittelte 1954 für die obersten Sedimentschichten die folgenden spezifischen Jahresbelastungen (Rückhalt in g/m^2 pro Jahr):

	Tiefe an der Entnahmestelle
Bodensee: rund $0,8 \text{ g P/m}^2 \times \text{Jahr}^1)$	170 m
Zürichsee: rund $1 \text{ g P/m}^2 \times \text{Jahr}$	120 m
Zugersee: rund $6 \text{ g P/m}^2 \times \text{Jahr}$	197 m

¹⁾ In der Originalarbeit Angaben in $\text{mg PO}_4/\text{cm}^2/\text{Jahr}$.

3.3.4 Gelöste organische Phosphorverbindungen (GOP)

Neben dem Phosphat werden im Seewasser stets noch andere gelöste Phosphorverbindungen gefunden. Sie werden als Differenz von Gesamtposphorkonzentration im Filtrat und Phosphatkonzentration berechnet. Viele Autoren nennen diese Komponente «gelöster organischer Phosphor» (engl. DOP), andere «kolloidaler Phosphor» [8]. Da aber allfällige im Wasser gelöste anorganische Polyphosphate mit der Phosphatbestimmungsmethode nicht quantitativ erfasst werden, ist es fraglich, wieweit die Bezeichnung «gelöste organische Phosphorverbindungen» zutrifft. In der von STRICKLAND und PARSONS [42] vorgeschlagenen Bezeichnung «soluble unreactive phosphorus» kommt zum Ausdruck, wie wenig im einzelnen über diese Komponente bekannt ist.

Die gemessenen Konzentrationen sind in Tab. 7 zusammengefasst. Während der Sommerstagnation fielen sie in der trophogenen Schicht oft etwas höher aus als im Hypolimnion. Wieweit diese Beobachtung reel ist und nicht dadurch zustande kommt, dass feine Planktonorganismen beim Filtrieren platzen und dadurch Phosphorverbindungen als Artefakt ins Filtrat gelangen, muss durch ergänzende methodische Untersuchungen noch abgeklärt werden. RIGLER [43] hat gezeigt, dass die gefundene GOP-Konzentration stark von der Methode abhängt, nach der das Seston vom Wasser getrennt wurde.

Tab. 7. GOP-Konzentrationen (Angaben in $\mu\text{g P/l}$).

Tiefe [m]	1965				1966							
	13. 9.	13. 10.	17. 11.	16. 12.	13. 1.	16. 2.	14. 4.	17. 5.	13. 6.	15. 7.	14. 8.	20. 9.
0,0	3,6	3,7	3,0	5,4	4,6	3,0	5,4	3,8	—	7,6	6,8	8,3
2,5	4,8	3,6	3,0	6,8	4,4	4,3	5,6	3,4	4,3	7,4	6,7	6,9
5,0	4,8	2,4	3,5	5,2	5,0	3,0	4,7	4,9	3,9	5,4	6,0	6,0
7,5	4,1	1,7	3,9	6,0	6,0	—	5,1	3,2	4,2	4,9	6,0	7,0
10,0	4,1	1,8	2,9	6,3	3,9	5,3	4,1	3,8	3,8	5,4	6,0	6,3
12,5	4,0	1,1	2,0	5,6	—	—	3,9	3,1	3,4	6,4	6,6	3,7
15,0	4,2	2,1	2,9	—	—	4,0	4,7	2,5	4,2	6,8	7,2	7,9
20,0	2,8	1,5	5,1	5,4	3,6	3,6	4,0	3,2	3,1	6,3	5,8	9,6
30,0	—	1,3	3,5	5,5	8,5	3,2	4,4	2,6	2,8	6,4	6,2	6,4
50,0	—	1,6	4,1	5,0	5,4	3,6	4,0	2,3	2,5	6,2	5,3	6,0
71,0	3,6	6,4	4,1	0,8	7,8	2,9	3,0	2,0	2,4	4,4	4,5	13,4

Tiefe [m]	1966			1967							
	20. 10.	17. 11.	13. 12.	11. 1.	17. 2.	16. 3.	17. 4.	17. 5.	14. 6.	14. 7.	15. 8.
0,0	10,0	7,2	7,7	8,1	7,2	6,7	8,0	10,2	9,3	9,5	7,1
2,5	10,0	6,6	7,5	8,2	6,5	6,4	8,5	10,8	9,9	8,2	7,7
5,0	9,6	7,8	6,9	8,2	5,9	6,4	8,5	9,8	8,4	8,4	7,2
7,5	6,4	7,5	5,9	8,1	5,9	5,3	7,0	8,6	8,6	7,8	6,2
10,0	5,6	6,7	6,7	9,0	6,4	6,4	—	7,6	8,8	7,4	6,2
12,5	7,4	5,7	6,5	7,7	6,4	6,5	7,5	10,1	8,2	7,7	6,1
15,0	6,5	5,9	6,7	7,9	6,4	7,9	8,5	10,1	7,5	7,3	7,8
20,0	6,6	4,0	5,7	8,2	6,6	6,2	7,5	5,6	7,0	6,4	7,6
30,0	5,6	4,2	6,6	8,0	6,4	4,9	6,5	4,7	7,0	6,6	5,5
50,0	5,1	3,3	5,9	10,3	6,4	6,4	2,5	4,0	7,7	7,0	5,1
71,0	5,9	4,5	5,6	—	7,4	7,2	5,0	5,0	5,1	7,2	4,7

CHU [44], RODHE [45] und PROVASOLI [46] haben nachgewiesen, dass verschiedene Algen ihren Phosphorbedarf aus organischen Phosphorverbindungen wie Phytin, Monoäthylphosphat und den Nukleotiden Adenyl-, Guanyl- und Cytidylsäure zu decken vermögen. GALLOWAY und KRAUSS [47] verglichen die Wachstumsrate von *Chlorella pyrenoidosa* in Nährlösungen mit Polyphosphaten verschiedener Kettenlänge als Phosphorquelle ($n = 1-55$). Sie konnten nachweisen, dass *C. pyrenoidosa* Polyphosphate enzymatisch abbaut und sich gleich gut entwickelt, wie wenn Orthophosphat als P-Quelle geboten wird. Obwohl für *Scenedesmus quadricauda* verschiedene Phosphatasen nachgewiesen wurden, kann diese Alge in bakterienfreier

Reinkultur gebundene Phosphate nicht als Phosphorquelle ausnützen, weil das Plasmolemma für solche Verbindungen offenbar impermeabel ist [48]. OVERBECK zeigte aber, dass *Escherichia coli*, *Bacillus subtilis* und ein natürliches Gemisch von Wasserbakterien in der Lage sind, Natriumpyrophosphat und Natriumglycerophosphat zu spalten und so andern Organismen Phosphat zur Verfügung zu stellen.

Da die handelsüblichen Haushaltwaschmittel neben Detergentien auch Polyphosphate enthalten, ist damit im Falle der Einleitung häuslicher Abwässer in den See die direkte düngende Wirkung gegeben, nachdem FORSBERG [49] im Experiment die wachstumsfördernde Wirkung verschiedener Waschmittel auf Algen (*Microcystis aeruginosa*, *Anabaena cylindrica*, *Scenedesmus quadricauda*, *Selenastrum capricornutum* und *Ankistrodesmus falcatus*) nachgewiesen hat.

Diese wenigen erwähnten Arbeiten deuten darauf hin, dass auch die GOP-Komponente als Phosphorquelle für das Phytoplankton in Betracht zu ziehen ist, zumal OVERBECK [50] tägliche Konzentrationsschwankungen dieser Komponente in einem kleinen Teich festgestellt hat und WATT und HAYES [51] mit der Tracermethode die Umwandlung von GOP in PO_4 und partikuläre Phosphorverbindungen (PP) im Wasser von Peggy's Cove nachweisen konnten. Aus eigenen Versuchen (s. S. 46) muss ebenfalls geschlossen werden, dass GOP in PP übergeführt wurde.

Trotzdem kann bei der unbekannten qualitativen Zusammensetzung der GOP-Verbindungen quantitativ wenig darüber gesagt werden, wieweit sie als P-Quelle vom Phytoplankton direkt ausgenützt werden können. Da zugesetztes Orthophosphat vom Phytoplankton während des Sommers aber sehr rasch adsorbiert wird, deuten die gleichzeitig festgestellten hohen GOP-Konzentrationen jedoch darauf hin, dass diese Phosphorfraktion auch bei Berücksichtigung des bakteriellen Abbaus gesamthaft gesehen wesentlich schlechter ausgenützt wird als das Orthophosphat. Das will aber wiederum nicht heissen, dass nicht einzelne Komponenten des GOP sehr aktiv am limnischen Phosphorkreislauf beteiligt sein können.

3.3.5 Geformter oder partikulärer Phosphor (PP)

Die Konzentration dieser Phosphorkomponente ergibt sich als Differenz der Gesamtposphorkonzentration des Rohwassers und derjenigen des Filtrats. Sie umfasst alle jene Phosphorverbindungen, die mit Partikeln von mehr als $0,5 \mu\text{m}$ Durchmesser assoziiert sind und daher bei der Filtration auf dem Membranfilter MF50 zurückbleiben.

Die zeitlichen und räumlichen Veränderungen dieser Komponente im Verlauf der Untersuchungsperiode wurden in Abb. 5 dargestellt. Die einzelnen Analysenwerte sind in Tab. 8 zusammengestellt. Punkte, die während der Untersuchungen Konzentrationen von mehr als $10 \mu\text{g PP/l}$ aufwiesen, liegen in Abb. 5 in der schraffierten Fläche. Daraus geht deutlich hervor, dass während der Frühjahrszirkulation auch diese Komponente mehr oder weniger homogen über die ganze Tiefe verteilt wurde. Im Juni 1966 und im Mai 1967 stieg die PP-Konzentration auch in grösseren Tiefen plötzlich wieder an. Die anschliessende Verarmung der trophogenen Schicht an PP deutet darauf hin, dass dieser Konzentrationsanstieg wohl auf verstärkte Sedimentation zurückzuführen ist. Zwischen dem Durchlaufen dieses Minimums und der einsetzenden Herbstzirkulation, welche die PP-Schichtung mehr und mehr verwischte, konnte in der trophogenen Schicht ein zweites PP-Maximum beobachtet werden.

Tab. 8. PP-Konzentrationen (Angaben in $\mu\text{g P/l}$).

Tiefe [m]	1965			1966								
	13. 9.	13. 10.	17. 11.	16. 12.	13. 1.	16. 2.	14. 4.	17. 5.	13. 6.	15. 7.	14. 8.	20. 9.
0,0	13,6	14,2	—	6,6	4,6	6,2	10,8	20,9	13,5	14,8	20,6	23,0
2,5	14,6	11,1	13,5	5,6	4,9	4,3	17,6	14,2	17,5	15,8	17,0	23,7
5,0	15,0	6,2	11,5	6,6	8,2	8,0	15,2	14,6	23,1	12,2	17,0	22,7
7,5	13,5	4,2	12,7	6,6	2,8	—	14,9	18,6	13,7	8,7	30,8	16,3
10,0	12,5	5,0	15,6	—	4,8	4,9	14,5	15,3	14,6	7,4	15,1	14,4
12,5	6,4	7,2	14,0	7,0	—	—	13,2	13,2	14,8	11,0	17,0	17,7
15,0	6,2	5,2	12,0	7,0	—	5,4	11,7	13,6	15,1	8,9	7,2	10,3
20,0	3,0	3,6	11,6	6,8	6,6	3,2	8,8	10,1	11,0	6,8	9,2	6,6
30,0	6,3	3,4	5,9	6,8	6,8	5,3	7,2	7,0	10,9	4,0	2,5	5,0
50,0	5,0	2,2	2,3	4,6	5,2	3,5	5,5	5,2	7,9	1,5	3,6	5,6
71,0	3,6	4,4	4,2	7,8	3,4	5,0	4,0	4,6	9,6	10,5	7,7	18,0

Tiefe [m]	1966			1967								
	20. 10.	17. 11.	13. 12.	11. 1.	17. 2.	16. 3.	17. 4.	17. 5.	14. 6.	14. 7.	14. 8.	
0,0	18,4	14,1	11,0	5,8	9,8	11,7	20,0	14,6	11,6	11,8	14,3	
2,5	19,0	15,1	10,4	7,8	8,2	18,8	33,0	27,3	14,8	6,6	15,2	
5,0	21,7	14,5	10,6	8,8	8,3	17,5	19,5	18,9	14,0	6,5	13,3	
7,5	10,5	13,7	11,6	8,1	9,5	17,5	16,5	12,1	8,6	5,0	11,6	
10,0	9,0	14,3	11,2	10,4	10,5	15,2	12,5	15,0	8,4	5,3	12,7	
12,5	4,1	10,3	11,4	6,8	9,2	14,0	9,5	12,8	9,0	5,7	11,1	
15,0	6,5	6,2	10,2	7,3	10,6	14,0	7,0	14,4	6,2	5,6	8,7	
20,0	5,0	5,5	10,6	9,1	10,5	9,5	8,0	9,2	4,6	5,3	6,0	
30,0	4,4	3,5	10,2	8,8	13,5	14,1	7,5	6,8	4,1	3,4	6,9	
50,0	4,8	4,4	4,8	8,0	11,9	11,7	9,0	5,7	3,3	0,2	4,0	
71,0	6,2	3,6	2,8	—	12,9	10,9	5,5	7,5	5,0	2,8	4,7	

Das ausgeprägte Schichtungsbild während des Frühjahrs und der Sommermonate scheint uns ein direkter Beweis dafür zu sein, dass die Überführung von gelösten Phosphorverbindungen in PP zur Hauptsache durch photoautotrophe Organismen bewirkt wird und dass der grösste Teil des im See gefundenen PP in autochthon produzierter organischer Substanz fixiert ist.

3.3.6 Gesamtphosphor

Zur Zeit der Vollzirkulation werden das Phosphat ($\text{PO}_4\text{-P}$), die gelösten organischen Phosphorverbindungen (GOP) und der geformte, partikuläre Phosphor (PP) annähernd homogen über die ganze Wassermasse verteilt. Nach dem Übergang in die stabile Schichtung werden der trophogenen Schicht die gelösten Phosphorverbindungen, namentlich das Phosphat, biogen entzogen und in PP verwandelt. Da aber das spezifische Gewicht der Phytoplankter nur in seltenen Fällen kleiner als oder gleich 1 ist, sinken im Süßwasser die meisten Organismen langsam ab. Es ist daher eine Verarmung der trophogenen Schicht an Gesamtphosphor während der Stagnationsperiode zu erwarten. Dabei ist zu berücksichtigen, dass, beschleunigt durch die relativ hohen Temperaturen, ein Teil des in absterbenden Organismen fixierten Phosphors bereits im Epilimnion autolytisch oder bakteriell freigesetzt wird und damit wieder

Abb. 5. PP-Isoplethen (Angaben in $\mu\text{g P/l}$).

andern Organismen zur Verfügung steht. Dieser «kleine Kreislauf» arbeitet der Sedimentation von PP entgegen, vermag sie aber sicher auch im besten Fall nicht vollständig zu kompensieren. Leider ist über die Umsatzraten des Phosphors in diesem Kreislauf noch wenig bekannt, da die angewandte Untersuchungsmethode möglicherweise zu falschen Schlüssen führte [41].

Abb. 6. Mittlere Gesamtposphorkonzentrationen der drei Wasserschichten 0–10 m, 10–30 m und 30 m bis Grund.

In Abb. 6 sind die mittleren Gesamtposphorkonzentrationen der Wasserschichten 0–10 m, 10–30 m und 30 m bis Grund aufgetragen. Mitte Februar war der Gesamtphosphor in beiden Jahren mehr oder weniger homogen über die ganze Tiefe verteilt. Darnach nahm aber die Gesamtposphorkonzentration der trophogenen Schicht nicht wie erwartet bis zum Einsetzen der Herbstzirkulation dauernd ab, sondern stieg bis zu einem ersten Maximum im Frühjahr an und erreichte nach einem Abfall der Konzentration im Sommer unmittelbar vor dem Einsetzen der Herbstzirkulation ein zweites Maximum. Durch die Herbstteilzirkulation wurde die Gesamtposphorkonzentration der trophogenen Schicht nicht erhöht, sondern erniedrigt.

Die einzelnen Punkte der Kurve «30 m bis Grund» sind relativ schlecht gesichert, weil aus dieser Schicht jeweils nur drei Proben analysiert wurden und der Phosphorgehalt der untersten Probe (71 m) sehr stark von der genauen Höhe der Entnahmetiefe über dem Grund abhängt.

Die mittlere Gesamtposphorkonzentration der Schicht «10–30 m» war während der Sommerstagnation immer kleiner als jene der obersten Wasserschicht und häufig niedriger als jene des Hypolimnions, so dass von einem eigentlichen «metalimnischen» Gesamtposphorminimum gesprochen werden kann.

Wenn auch die einzelnen monatlichen Erhebungen nicht vorbehaltlos miteinander verglichen werden dürfen, da die entnommenen Proben kaum aus ein und demselben

Wasserkörper stammen, so zeigt der generelle Verlauf der Kurve «0–10 m» doch, dass der Phosphorhaushalt dieses Sees nicht allein mit dem grossen Kreislauf (Zirkulation – Assimilation – Sedimentation – Dissimilation – Zirkulation) erklärt werden kann. Dass die trophogene Schicht trotz der Sedimentation von PP nicht an Gesamtphosphor verarmte, kann nur damit erklärt werden, dass ihr auch während der Stagnation dauernd Phosphorverbindungen zugeführt werden. Der momentane Gehalt der trophogenen Schicht an Gesamtphosphor während der Stagnationsperiode hängt also nicht nur von der Gesamtphosphorkonzentration während der Zirkulation (Basiswert, Grundlast) ab, sondern wesentlich von der Differenz zwischen *ständiger* Zufuhr und ständigem Verlust (Sedimentation und Abfluss). Da Basiswert, Zufuhr und Verlust zueinander sicher in einer bestimmten (wenn auch unbekannten) Beziehung stehen, mag der Basiswert allein zwar gewisse Schlüsse auf den Trophiegrad des Gewässers zulassen; es wäre aber vom produktionsbiologischen Standpunkt aus gesehen doch wünschenswert, diese Grössen getrennt bestimmen zu können.

BLÖSCH (unveröffentlicht) hat versucht, die Phosphorzufuhr durch Messung der Sedimentation des PP in der Horwer Bucht indirekt zu bestimmen. Zu diesem Zweck hat er, wie Abb. 7 zeigt, das Sediment in verschiedenen Tiefen aufgefangen und die Sedimentation in Abschnitten von 14 Tagen gemessen.

Abb. 7. Schematische Darstellung der Versuchseinrichtung zur Messung der Sedimentation des Sestons (nach BLÖSCH).

Unter Vernachlässigung des Abflusses berechnet sich die mittlere minimale tägliche Phosphorzufuhr in einem bestimmten Zeitabschnitt wie folgt:

$$Z = \text{Zufuhr in mg/m}^3 \cdot \text{Tag} = \frac{(C_x - C_0) + \text{PP}_{\text{sed.}}/V}{x},$$

wobei C_0 die mittlere Gesamtposphorkonzentration des Wasservolumens V zur Zeit null und C_x jene zur Zeit x bedeutet. Die Grösse V gibt an, aus welchem Wasservolumen das Sediment während x Tagen aufgefangen wurde. $\text{PP}_{\text{sed.}}$ bezeichnet die während x Tagen aufgefangene Menge PP.

Aus ersten Messungen liessen sich für die Wasserschicht 0–7,5 m die in Tab. 9 zusammengestellten Werte ermitteln. Dabei ist zu bedenken, dass die entnommenen Proben zur Zeit t_0 und t_x höchstwahrscheinlich nicht aus ein und derselben Wassermasse stammen und daher C_0 und C_x nur bedingt direkt miteinander verglichen werden dürfen. Dadurch kann der Wert Z bei kurzer Versuchsdauer unter Umständen stark verfälscht werden. Die Grösse « $\text{PP}_{\text{sed.}}$ mg P/m³ · Tag», die angibt, wieviel «mg PP/m³ · Tag» der trophogenen Schicht verlorengeht, scheint uns aber relativ gut gesichert zu sein.

Tab. 9.

Datum	Z	$\text{PP}_{\text{sed.}}$ mg P/m ³ pro Tag	Täglicher Verlust in % PP
24. 8.– 6. 9. 67	1,07	0,51	3,5
6. 9.–20. 9. 67	0,08	0,47	3,1
20. 9.– 4. 10. 67	0,56	0,36	2,5
5. 10.–18. 10. 67	0,33	0,27	1,9

Aus Tab. 9 geht hervor, dass die trophogene Schicht ohne ständige Zufuhr sehr rasch an Phosphor verarmen würde. Bei einem mittleren täglichen Verlust an PP von 2% berechnet sich die Halbwertszeit des PP auf 36 Tage, d. h., nach je 36 Tagen wäre die Konzentration der trophogenen Schicht an PP auf die Hälfte abgesunken.

Da dem Phosphor wachstumsbegrenzende Wirkung zugeschrieben wird, ist es klar, dass die jährliche Produktion des Gewässers nicht allein von der Ausgangskonzentration zur Zeit der Vollzirkulation abhängt, sondern wesentlich von der dauernden Zufuhr dieses Nährstoffs zur trophogenen Schicht beeinflusst wird. Daraus ergibt sich als theoretische Konsequenz zwangsläufig, dass bei totaler Drosselung der Phosphorzufuhr zur trophogenen Schicht während der Stagnationsperiode, unveränderte Biozönose vorausgesetzt, die Primärproduktion sofort merklich kleiner werden müsste. Weil es praktisch aber unmöglich ist, die Phosphorzufuhr zu einem Gewässer vollständig zu unterbinden, muss damit gerechnet werden, dass auch bei verringerter Belastung die jährliche Zufuhr noch grösser sein kann als die durch den Abfluss ausgeschwemmte und im Sediment irreversibel gebundene Menge. Aus diesem Grunde wird es in manchen Gewässern trotz getroffener abwassertechnischer Sanierungsmassnahmen unvermeidbar sein, dass sich der Basisphosphorgehalt weiter erhöht. Ob dieser Fall eintritt, hängt entscheidend davon ab, wie weit sich die Gesamtposphorzufuhr zum Gewässer mit technischen Mitteln unterbinden lässt. Insofern hat die Frage nach dem prozentualen Anteil der abwassertechnisch erfass-

baren Menge, verglichen mit der Gesamtbelastung, ihre Berechtigung. Wenn sich eine weitere Akkumulierung des Basiswerts aber auch nicht in jedem Falle verhindern lässt, so wird sie als Folge der Sanierungsmassnahmen immerhin verlangsamt vordringen. Es muss aber betont werden, dass selbst in diesen Fällen jedes Kilogramm Phosphat, das der trophogenen Schicht ferngehalten wird – die erwähnte wachstumsbegrenzende Funktion des Phosphors vorausgesetzt –, eine Verringerung der Primärproduktion bewirkt.

3.3.7 Phosphorzufuhr zur trophogenen Schicht

Es ist durchaus möglich, die Nährstoffzufuhr zu einem Gewässer zu bestimmen. Auf beträchtliche Schwierigkeiten stösst man aber dann, wenn man über die horizontale und vertikale Ausbreitung dieser zugeführten Nährstoffe im Gewässer und damit über ihre momentan mögliche biologische Wirksamkeit Auskunft geben möchte. Noch komplizierter wird das Problem, wenn es zu berücksichtigen gilt, dass die Nährstoffzufuhr zur trophogenen Schicht auch während der Stagnation nicht nur von aussen (Abwasser, Zuflüsse, Niederschläge, Flugpollen, Blattfall, Wasservögel usw.), sondern auch von innen (Nährstoffregeneration, Zufuhr aus dem Hypolimnion und der Litoralzone) erfolgen kann.

Aufgenommene Nahrung wird von heterotrophen Organismen nur zum Teil in körpereigene Substanz verwandelt (assimiliert). Der Rest wird für den Energiestoffwechsel verwendet (veratmet) und als energieärmere chemische Verbindungen wieder aus dem Körper ausgeschieden. Daher leistet jeder Konsument (und unter ihnen namentlich das Zooplankton) einen Beitrag zur Regeneration von Pflanzennährstoffen [52–57].

Fraglich ist es aber – und das interessiert in diesem Zusammenhang besonders –, ob und in welchem Masse es durch seine täglichen vertikalen Wanderungen Phosphorverbindungen aus der tropholytischen in die trophogene Schicht transportiert und damit der Sedimentation von PP entgegenwirkt.

Besonders dann, wenn die trophogene Schicht mit dem Epilimnion nicht identisch ist, muss damit gerechnet werden, dass durch Diffusion und Turbulenz Nährstoffe in die trophogene Schicht gelangen (vgl. S. 16).

Litoral und Pelagial beeinflussen sich durch horizontale Strömungen gegenseitig [58]. Weil während des Sommers im Litoralbereich das Wasser und vor allem das Sediment wärmer ist als im Pelagial, ist zu erwarten, dass die Mineralisationsvorgänge rascher und vollständiger verlaufen als im offenen Wasser. Eine dadurch bedingte Nährstoffzufuhr zum pelagischen Epilimnion müsste unter sonst identischen Verhältnissen um so stärker ins Gewicht fallen, je flacher der Seegrund am Ufer abfällt und je grösser das Flächenverhältnis von Litoralzone zu Profundalzone ist. Leider ist es uns nicht möglich, diese Phosphorzufuhr zur trophogenen Schicht aus den beiden «Depots» Hypolimnion und Litoral auch nur näherungsweise zu schätzen. Vergleicht man aber mit der allochthonen Belastung, so darf angenommen werden, dass sie wahrscheinlich vernachlässigt werden kann.

In die Horwer Bucht gelangt durch einen kleinen Kanal, oberflächlich eingeleitet, das Abwasser von rund 10000 Einwohnern. WUHRMANN [59] rechnet mit einem Basiswert von 3 g P pro Kopf und Tag in ungeklärtem Abwasser. Da die meisten Häuser Hausklärgruben besitzen, dürfte dieser Wert für unsere Verhältnisse etwas zu hoch sein. Er wird aber auch bei vorsichtigster Schätzung 2 g P pro Kopf und Tag

nicht unterschreiten. Daraus berechnet sich die minimale jährliche Belastung bei der Annahme von rund 2 km^2 Seefläche auf $3,6 \text{ g/m}^2 \cdot \text{Jahr}$. (In dieser Berechnung wurde der Anteil der gewerblichen und industriellen Abwässer nicht berücksichtigt).

Das direkte Einzugsgebiet umfasst rund 16 km^2 hauptsächlich forstwirtschaftlich genutztes Gebiet. Setzt man nach AMBÜHL [60] für Auswaschung und oberflächliche Abschwemmung $0,3\text{--}0,5 \text{ kg P/ha} \cdot \text{Jahr}$ ein, so werden der Bucht auf diese Weise jährlich $480\text{--}800 \text{ kg}$ Phosphor zugeführt. Das entspricht $6,5\text{--}12\%$ der durch Abwasser zugeführten Menge. Da sich die Angaben von AMBÜHL [60] auf hauptsächlich landwirtschaftlich genutztes Gebiet beziehen, dürften diese Werte in Wirklichkeit geringer ausfallen.

Eine Berechnung der Belastung unter der Annahme, dass das Abwasser der Gemeinde Horw nur die Horwer Bucht beeinflusst, ist freilich problematisch. Da aber die angrenzenden Seeteile ihrerseits ebenfalls belastet werden (Abwasser von Hergiswil), dürfte der erhaltene Wert zumindest in der richtigen Grössenordnung liegen.

Es darf als sicher angenommen werden, dass sich das zugeführte Abwasser während der Sommerstagnation zum grössten Teil in die trophogene Schicht ($0\text{--}10 \text{ m}$) einschichtet. Bei homogener Verteilung innerhalb dieser Schicht würde sich dabei eine tägliche Zufuhr von $1 \mu\text{g P/l}$ ergeben. Interessanterweise ist dieser Wert höher als der von BLOESCH ermittelte tägliche Sedimentationsverlust (vgl. S. 23). Es geht daraus hervor, dass bereits der Abwasseranteil ausreicht, um die tägliche Sedimentation von PP zu kompensieren und damit die erwünschte natürliche Verarmung der trophogenen Schicht während der Stagnationsperiode zu verhindern.

3.4 Biologische Untersuchungen

3.4.1 Qualitative Phytoplanktonanalyse

Das Phytoplankton wurde von U. ZIMMERMANN monatlich im umgekehrten Mikroskop ausgezählt. Auf diese Resultate soll hier nur soweit eingegangen werden, als es zur Beantwortung verschiedener Teilfragen nötig erscheint. Mit der räumlichen und zeitlichen Verteilung der einzelnen Formen, namentlich von *Oscillatoria rubescens*, wird sich ZIMMERMANN [66] eingehender auseinandersetzen.

In Tab. 10 sind die Individuen, die in der trophogenen Schicht ($0\text{--}10 \text{ m}$) unter 1 m^2 Seefläche gefunden wurden, zusammengestellt. Arten, welche in so geringer Zahl auftraten, dass sie nicht statistisch gesichert ausgezählt werden konnten, sind mit + bezeichnet. Wird neben der Anzahl auch noch das Volumen der einzelnen Arten berücksichtigt, so ist daraus ersichtlich, dass *Oscillatoria rubescens* während des ganzen Jahres einen wesentlichen Anteil an der Gesamtbiomasse ausmachte.

Als zweitwichtigste Form ist während eines Grossteils des Jahres *Tabellaria fenestrata* zu nennen. Im Sommer müssen ferner *Ulothrix amphigranulata*, im Frühjahr *Stephanodiscus hantzschii*, *Rhodomonas* spp. (*Rh. lacustris* + *Rh. lens*) und *Cryptomonas* spp. (*Cr. ovata* + *Cr. erosa*) berücksichtigt werden.

In Tab. 11 sind die unter 1 m^2 Seefläche gefundenen Biomassen zusammengestellt. Unter der Annahme, dass der Kohlenstoffgehalt des Phytoplanktons 10% des Frischgewichts betrage, lässt sich der tägliche Erneuerungskoeffizient zu

$$\frac{10 \cdot C_{\text{ass}}/\text{m}^2 \cdot \text{Tag}}{\text{Biomasse}/\text{m}^2}$$

Tab. 10. Zusammenstellung der häufigsten Phytoplankter in der Wasserschicht 0–10 m in 10⁸ Individuen pro Quadratmeter.

		1966										1967									
		13.6.	15.7.	14.8.	20.9.	20.10.	17.11.	13.12.	11.1.	17.2.	16.3.	17.4.	17.5.	14.6.	14.7.	15.8.					
<i>Anabaena flos-aquae</i> (Lyngb.) Bréb.	-	+	+	+	1,10	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+					
<i>Oscillatoria rubescens</i> D.C.	5,36	0,376	4,15	14,8	16,4	7,03	2,83	3,04	3,35	2,89	1,47	1,61	1,37	2,26	1,97						
<i>Oocystis lacustris</i> Chod.	-	+	4,89	-	-	+	+	+	+	-	-	-	+	+	-						
<i>Scenedesmus quadricauda</i> Turp. em. Chod. } <i>Scenedesmus obliquus</i> (Turp.) Kg.	-	+	6,0	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-						
<i>Selenastrum minutum</i> (Naeg.) Collins	+	+	8,87	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-						
<i>Ankistrodesmus</i> sp.	-	-	6,6	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-						
<i>Coclostrium reticulatum</i> (Dang.) Senn.	-	-	8,83	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-						
<i>Ulothrix amphigranulata</i> Skuja	+	+	1,93	19,6	+	+	+	+	+	+	+	+	+	2,56	+						
μ -Algen	+	+	752,0	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+						
<i>Dynobion</i> spp.	116,0	5,46	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+						
Diverse Flagellaten	64,6	224,0	156,0	20,0	+	26,5	16,1	28,2	7,42	51,1	115,0	580,0	63,5	17,0	469,0						
<i>Cyclotella</i> spp.	+	+	2,33	50,0	-	-	6,52	+	4,09	2,41	+	+	+	+	+						
<i>Stephanodiscus hantzschii</i> Grun.	+	+	+	+	+	-	-	1,47	+	179,0	10,2	-	-	-	-						
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kg.	76,6	16,9	8,86	4,05	1,25	0,305	5,35	7,03	11,1	13,0	13,8	34,0	47,7	1,28	11,4						
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitton	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+						
<i>Synedra</i> sp.	-	-	8,63	-	-	-	-	+	+	+	-	-	+	+	56,4						
<i>Asterionella formosa</i> Hassall	+	+	+	+	+	+	+	9,33	5,86	1,6	0,8	+	28,0	+	9,47						
<i>Nitzschia acicularis</i> W. Smith.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	12,2						
<i>Rhodomonas lacustris</i> Pascher et Ruttner } <i>Rhodomonas lens</i> Pascher et Ruttner }	2,4	46,9	22,2	3,81	1,76	3,85	9,39	0,125	25,6	20,5	255,0	306,0	30,6	0,125	94,0						
<i>Cryptomonas ovata</i> Ehrnb. } <i>Cryptomonas evosa</i> Ehrnb. }	4,2	7,5	5,01	4,82	0,36	7,09	0,13	0,125	0,125	1,12	17,7	8,33	0,46	0,69	+						

Tab. 11.

Tab. 11.

	1966						
	13. 6.	15. 7.	14. 8.	20. 9.	20. 10.	17. 11.	13. 12.
mg Biomasse/m ²	31600	8677	17406	26737	21294	10328	6612
mg org. fix. C/m ²	3160	868	1741	2674	2129	1033	661
mg C _{ass} /m ² · Tag	840	706	918	706	703	313	174
Erneuerungskoeffizient	0,3	0,8	0,6	0,3	0,3	0,3	0,3
mg PP/m ²	165	128	195	212	162	144	108
PP:org. fix. C	1:19	1:7	1:9	1:13	1:13	1:7	1:6

	1967							
	11. 1.	17. 2.	16. 3.	17. 4.	17. 5.	14. 6.	14. 7.	15. 8.
mg Biomasse/m ²	7289	9102	10735	12980	19180	16700	5890	13390
mg org. fix. C/m ²	729	910	1074	1298	1918	1670	589	1339
mg C _{ass} /m ² · Tag	225	—	279	1290	742	289	600	931
Erneuerungskoeffizient	0,3	—	0,3	1,0	0,4	0,2	1,0	0,7
mg PP/m ²	80	92	91	161	205	295	70	126
PP:org. fix. C	1:9	1:10	1:12	1:8	1:9	1:6	1:8	1:11

Abb. 8. Erneuerungskoeffizient und mittlerer Phosphatgehalt der Wasserschicht 0–10 m.

berechnen [67]. Er muss als Mass für die Aktivität, von der qualitativen Zusammensetzung des Phytoplanktons abgesehen, um so grösser sein, je besser die Wachstumsverhältnisse sind. In Abb. 8 wird der Erneuerungskoeffizient der in der trophogenen Schicht unter 1 m² Seefläche gefundenen Menge PO₄-P gegenübergestellt. Es geht daraus deutlich hervor, dass die höchste Phosphatkonzentration keineswegs mit einer hohen Aktivität des Planktons zusammenfällt. Es scheint umgekehrt vielmehr so zu sein, dass eine hohe Aktivität des Phytoplanktons die Phosphatkonzentration in der trophogenen Schicht so weit erniedrigt, dass sie nachher produktionsbegrenzend wird.

Wir gelangen so auf einem andern Weg zum selben Resultat wie GRIM [17], nämlich, dass während eines Teils des Jahres klimatische Faktoren produktionsbegrenzend sind.

3.4.2 Primärproduktion und Phosphor

Unter der Primärproduktion versteht man die primäre Produktion von organischen Verbindungen durch autotrophe Organismen. Die dazu benötigte Energie liefert das Sonnenlicht (Photosynthese) oder die oxydative Verarbeitung von anorganischen Substraten (Chemosynthese). Die Kohlenstoffassimilation schafft nicht nur wichtige Bausteine, sondern bindet in den Kohlehydraten auch die zu weitem Synthesen (z.B. Eiweißsynthese) benötigte Energie. Sie ist daher ein Mass für den Energiegewinn des synthetisierenden Systems (z.B. Phytoplankton) und damit für die Primärproduktion.

Die Photosyntheseleistung des Phytoplanktons wurde monatlich mit der C^{14} -Technik in situ gemessen. Die Proben wurden während 4 Stunden von 10 bis 14 Uhr exponiert. In diesem Zeitabschnitt wird unter 1 m^2 Seefläche etwa 30–50% der täglich assimilierten Kohlenstoffmenge aufgenommen. Die Resultate der einzelnen Messungen sind in Tab. 12 zusammengestellt.

REDFIELD et. al. [63] geben als mittleres Atomverhältnis für Plankton $P:C = 1:106$ an. Dies entspricht einem Gewichtsverhältnis von 1:40. Umgerechnet nach Angaben von AMBÜHL [60] ergibt sich für das Phytoplankton im Vierwaldstättersee ein mittlerer Phosphorgehalt von rund 0,5%, bezogen auf das Frischgewicht (Biomasse berechnet nach LOHMANN [62]). Rechnet man nach NAUWERCK [67] mit 10% organisch gebundenem Kohlenstoff (ebenfalls auf das Frischgewicht bezogen), so ergibt sich daraus ein $P:C$ -Verhältnis von rund 1:20, nach eigenen Untersuchungen ein solches von etwa 1:10 (s. Tab. 11). Dabei muss aber berücksichtigt werden, dass ein Teil des bestimmten PP nicht organismisch fixiert, sondern mit Detritus assoziiert ist. Die Angaben von REDFIELD [63] dürften deshalb zumindest näherungsweise auch für das Plankton im Vierwaldstättersee gelten.

Aus dem bekannten Verhältnis $P:C$ (1:40) und der gemessenen Kohlenstoffassimilation lässt sich die Phosphoraufnahme des Phytoplanktons in der trophogenen Schicht abschätzen. In Tab. 13 sind die berechneten mittleren täglichen Aufnahmeraten den aktuellen Konzentrationen gegenübergestellt. Diese Gegenüberstellung

Tab. 12. Photosyntheseraten (Angabe in $\text{mg } C_{\text{ass}}/\text{m}^3 \cdot \text{h}$).

Tiefe [m]	1966				1967									
	13. 6.	15. 7.	14. 8.	20. 9.	20. 10.	17. 11.	13. 12.	11. 1.	16. 3.	17. 4.	17. 5.	14. 6.	14. 7.	15. 8.
0,0	17,90	15,40	7,40	5,00	3,71	4,25	1,18	0,82	1,80	95,00	7,04	1,54	37,00	8,65
1,0	—	16,10	16,60	11,70	10,20	4,60	1,59	1,28	2,38	41,00	15,70	8,20	16,30	20,15
2,5	12,31	14,30	18,40	13,80	17,00	4,73	2,22	2,08	3,54	12,90	15,65	5,10	4,96	16,20
5,0	6,04	3,40	5,60	7,80	7,95	3,55	1,49	2,51	3,73	1,96	6,60	2,90	1,66	5,70
7,5	2,75	1,06	5,10	1,48	0,64	1,39	1,17	2,36	2,26	1,96	1,36	0,33	1,05	2,69
10,0	0,95	0,80	0,85	0,32	0,21	0,51	0,95	1,72	0,74	26,70	0,35	0,12	0,86	2,25
12,5	0,21	0,00	0,00	0,00	0,00	0,30	0,42	—	0,41	3,65	0,00	0,00	1,14	2,17
15,0	0,00	—	—	—	—	0,00	0,00	—	—	—	—	—	0,16	0,44
$\text{mg } C_{\text{ass}}/\text{m}^2 \cdot \text{h}$	83,9	70,6	91,8	70,6	70,3	31,3	17,4	22,5	27,9	129,0	74,2	28,9	60,0	93,1

Tab. 13

	1966				1967									
	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jan.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.
mg P _{Pass} /m ² · Tag . .	16,8	14,1	18,4	14,1	14,1	6,2	3,5	4,5	5,6	25,8	14,8	5,8	12,0	18,6
mg P _{Gelöst} /m ² . . .	65,8	67,5	67,3	83,0	89,0	97,1	93,3	140,0	105,0	111,0	101,4	119,0	87,0	83,0
(trophogene Schicht)														
mg PO ₄ -P/m ² . . .	15,6	6,5	4,3	17,0	4,0	26,6	35,0	60,0	41,0	49,0	23,0	23,0	4,6	14,0
(trophogene Schicht)														
mg PP/m ²	165	128	195	212	162	144	108	80	91	161	205	295	70,3	126
(trophogene Schicht)														

Tab. 14. Mittlere Umsatzzeiten der verschiedenen Phosphorkomponenten in der trophogenen Schicht (Angabe in Tagen).

	1966					1967					Juli	Aug.		
	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	Dez.	Jan.	März	April			Mai	Juni
P _{gelöst}	3,9	4,8	3,7	5,9	6,3	15,6	26,9	31,1	18,8	4,3	6,8	20,6	7,3	4,5
PO ₄ -P	0,9	0,5	0,2	1,2	0,3	4,3	10,1	13,3	7,4	1,9	1,6	4,0	0,4	0,8
PP	9,8	9,2	10,6	15,0	11,5	23,2	31,1	17,8	16,3	6,3	13,8	51,1	5,9	6,8

zeigt deutlich, dass die umgesetzte Menge Phosphor zumindest nicht allein von der aktuell vorhandenen Phosphatkonzentration abhängt. Vielmehr ist es so, dass bei höchstem Nährstoffangebot im Winter, wahrscheinlich bedingt durch die niedrige Temperatur und die schwache Einstrahlung, pro Zeiteinheit die geringste Phosphormenge «assimiliert» wird.

Durch die Aufnahmerate und die aktuelle als konstant angenommene Konzentration ist die Umsatzzeit t gegeben (Tab. 14).

$$t = \frac{\text{aktuell vorhandene Nährstoffmenge}}{\text{aufgenommene Nährstoffmenge/Zeit}}$$

(Wird die trophogene Schicht als geschlossenes System betrachtet, so entspricht die «aufgenommene Nährstoffmenge pro Zeit» der Umsatzrate des kleinen Kreislaufs.)

Sie gibt an, in welcher Zeitspanne z.B. die aktuelle Phosphatkonzentration einmal umgesetzt wird. Die Umsatzzeiten des Phosphats sind im Sommer gemäss Tab. 14 rund eine Zehnerpotenz niedriger als im Winter. Interessant ist in diesem Zusammenhang ein Vergleich von täglich zugeführter und tägliche umgesetzter Phosphormenge im Sommer:

- A. Mittlere Aufnahmerate in der trophogenen Schicht 15 mg P/m² · Tag (s. Tab. 13)
- B. Mittlere Zufuhr zu dieser Schicht 5 mg P/m² · Tag (s. Tab. 9)
- C. Durch kleinen Kreislauf geliefert 10 mg P/m² · Tag (A.–B.)

Vergleicht man die Umsatzrate des kleinen Kreislaufs (C.) mit der gesamten Menge PP/m² in der trophogenen Schicht (Tab. 13), so sieht man, dass täglich 5–10% des PP freigesetzt und organismisch wieder fixiert werden. Ein Teil dieses freigesetzten Phosphors stammt aus absterbenden oder abgestorbenen Organismen. GOLTERMANN [64] hat gezeigt, dass P-Verbindungen autolytisch wesentlich rascher freigesetzt werden als N-Verbindungen. Es ist anzunehmen, dass auf diese Weise bereits in der trophogenen Schicht freigesetzter Phosphor die Produktion von neuer organischer Substanz ermöglicht, während der absinkende Detritus, der zwar an Phosphor verarmt, aber doch nicht vollständig mineralisiert ist, zur hypolimnischen Sauerstoffzehrung beiträgt. Dadurch kann die Belastung eines Gewässers mit autochthon produzierter organischer Substanz um ein Vielfaches grösser sein, als es aufgrund der aktuellen epilimnischen Phosphatkonzentration erwartet werden könnte.

Sicher sind die Umsatzraten des PP, wenn alle andern Bedingungen gegeben sind, auch von der aktuellen PP-Konzentration abhängig. Daher muss sich, wenn Phosphor begrenzender Faktor ist, eine erhöhte Phosphatzufuhr zur trophogenen Schicht in doppelter Weise auswirken:

erstens als momentan zur Verfügung stehendes Nährsalz und zweitens durch die Erhöhung der PP-Konzentration und damit der Umsatzrate.

3.4.3 Primärproduktion und Licht

In optisch homogenem Wasser nimmt die Intensität von monochromatischem Licht exponentiell zur passierten Schichtdicke ab. Diejenige Schichtdicke, in der die Intensität auf die Hälfte absinkt, wird als Einheit der optischen Tiefe definiert. (In der optischen Tiefe 1 werden also noch 50%, in der optischen Tiefe 2 noch 25% der

Oberflächenenergie registriert usw.) Vergleicht man im Experiment die Photosyntheseraten mit der gebotenen Lichtintensität, so sieht man, dass sie im untern Bereich ($0-0,5 I_K$) proportional der steigenden Lichtintensität zunehmen. Bei weiterer Steigerung der Lichtintensität erfolgt eine immer geringere Zunahme der Assimilationsintensität, bis sie ein Optimum erreicht (A_{max}), auf diesem verharret und bei noch weiterer Steigerung der Lichtintensität wieder absinkt.

Abb. 9. Assimilationskurven im halblogarithmischen Maßstab gegen die optische Tiefe aufgetragen.

Trägt man die prozentualen Assimilationsraten, bezogen auf $A_{max} = 100\%$, im halblogarithmischen Maßstab gegen die Tiefe auf, so ist nach RODHE [65] unterhalb der optischen Tiefe 3 ($0,5 I_K$) ein paralleler Verlauf der Photosynthesekurve zum Intensitätsabfall derjenigen Lichtkomponente zu erwarten, die den kleinsten vertikalen Extinktionskoeffizienten aufweist. Setzt man für die Respiration 10% von A_{max} ein, und nimmt an, dass in der optischen Tiefe 3 pro Zeiteinheit 74% von A_{max} assimiliert wird, so würde der Kompensationspunkt ungefähr mit jener Tiefe zusammenfallen, in welcher die Intensität der Lichtkomponente mit dem kleinsten vertikalen Extinktionskoeffizienten (I_{mpc}) auf 1% der Oberflächenintensität abgesunken ist. Daher sollte es möglich sein, die Ausdehnung der trophogenen Schicht aufgrund des vertikalen Extinktionskoeffizienten von I_{mpc} abzuschätzen.

Wie aus Tab. 2 hervorgeht, dringt in der Horwer Bucht das grüne Licht (VG9) ausnahmslos am tiefsten ein. In Tab. 15 sind jene Tiefen zusammengestellt, in welchen noch 1% der an der Oberfläche gemessenen Intensität $I_{0,05}$ gemessen wurde.

In Abb. 9 sind die relativen Photosyntheseraten (nach RODHE [65]) im halb-logarithmischen Maßstab gegen die Tiefe aufgetragen. Dabei wurden nur «Schön-

Tab. 15. Tiefen, in welchen die Intensität des grünen Lichtes auf 1% der Oberflächenintensität ($I_{0,05}$) abgesunken war (Angaben in m).

	1966					1967							
	13.6.	15.7.	14.8.	20.9.	20.10.	17.11.	13.12.	11.1.	17.2.	17.4.	17.5.	14.6.	15.8.
0,01 $I_{0,05}$	9,8	12,5	8,5	9,7	13,3	18,0	18,4	21,2	20,2	24,5	13,8	17,5	13,8

wetterkurven», d.h. Kurven, die in den obersten Schichten eine Hemmung der Photosynthese zeigen, berücksichtigt. Im allgemeinen herrschte gute Übereinstimmung zum Photosynthesemodell von RODHE. In tieferen Schichten nahmen die Photosyntheseraten jedoch in der Regel etwas rascher ab, als es aus dem Verlauf der Abnahme des grünen Lichtes zu erwarten wäre. Dadurch wird die Grenze der positiven Assimilationsbilanz etwas angehoben. Sie fiel in den meisten Fällen in jenen Bereich, in welchem noch 1–5% von $I_{0,05}$ gemessen wurde. Das bedeutet, dass die Primärproduktion vom Frühjahr bis zum Herbst im wesentlichen auf die obersten 10 m beschränkt blieb.

Am 14. August 1966 und am 15. August 1967 wich der Verlauf der Assimilationskurven deutlich vom «Normalverlauf» ab. Unterhalb der optischen Tiefe 3,5 (das entspricht 5 bzw. 7,5 m) fielen die Photosyntheseraten plötzlich langsamer ab, als es aus der Abnahme der Lichtintensität erwartet wurde. Diese «Abnormität» war auf eine stark inhomogene Verteilung des Phytoplanktons (Einschichtung von *Oscillatoria rubescens*) zurückzuführen. Im Mittel fielen die Photosynthesekurven unterhalb der optischen Tiefe 2,5 ungefähr parallel zu I_{mhc} ab, und die mittlere Assimilationsrate bei der Lichtintensität 0,5 I_K betrug etwa 70% des maximal beobachteten Wertes.

4. Versuche

Von wenigen Ausnahmen abgesehen, worunter namentlich polytrophe Gewässer fallen [11], tritt Orthophosphat in der trophogenen Schicht von Seen entweder schon kurz nach Beginn oder im Laufe der Stagnationsperiode nur in sehr niedrigen Konzentrationen auf. Diese Beobachtung hat zum Schluss geführt, dass das Phosphat in dieser Zeit infolge seines Fehlens das weitere Wachstum des Phytoplanktons begrenze. Angesichts der spärlichen experimentellen Grundlagen, insbesondere im halotechnischen oder technischen Maßstab, welche den vorhandenen Resultaten aus Laboruntersuchungen erhöhte Sicherheit verleihen könnten, haben wir uns im Rahmen dieser Arbeit die Aufgabe gestellt, die Wirkung erhöhter Phosphorkonzentrationen auf das natürliche Seeplankton möglichst unter Konstanthaltung aller übrigen ökologischen Komponenten (in situ) zu prüfen.

Beantwortet das Phytoplankton eine Phosphatdüngung mit erhöhter Primärproduktion, so kann daraus geschlossen werden, dass die Wirkung dieses Faktors gegen das Optimum hin verschoben wurde, dass er also unter den ursprünglichen natürlichen Bedingungen begrenzend wirkte.

Um die Wirkung von zugesetztem Phosphat unter möglichst natürlichen Bedingungen studieren zu können, wurden an die zu konstruierende Versuchseinrichtung die folgenden Forderungen gestellt:

- Um den Effekt der künstlichen Substratfläche (= innere Oberfläche der Kulturgefässe) auf ein Minimum herabzusetzen und um die Konzentration des zugesetzten Nährsalzes in realistischen Grenzen halten zu können, sind die Kulturtanks so zu bemessen, dass das Verhältnis von Oberfläche zu Volumen klein wird.
- Um das Plankton in der Schwebelage halten zu können, muss in den Kulturtanks eine geringe Turbulenz erzeugt werden können.
- Das Material, aus dem die Kulturtanks gebaut werden, muss biologisch inert sein.
- Es muss transparent sein und darf zumindest im sichtbaren Bereich das Licht nicht selektiv absorbieren. (IR und UV sind in der zu exponierenden Tiefe z. T. bereits durch das Wasser absorbiert.)
- Es muss gegenüber Ionen einen sehr hohen Diffusionswiderstand aufweisen und darf sie nur in geringem Masse adsorbieren.
- Schliesslich soll es eine elastische Bauweise ermöglichen, damit trotz der Entnahme von Proben im Innern des Tanks kein Unterdruck entsteht.

Diese Bedingungen wurden von 100 μm dicker Plastikfolie (Polyäthylen) gut erfüllt. Da solch dünne Folie aber den mechanischen Beanspruchungen im Experiment nicht gewachsen war, musste eine Konstruktion gefunden werden, die es ermöglichte, dass dieser feine, hermetisch abschliessende Plastikzylinder auch bei starkem Wellengang mechanisch nicht beansprucht wurde. Abb. 10 zeigt schematisch die Konstruktion der «Nährstofftestzellen» (NTZ). Der innere Plastikzylinder von 100 μm Wandstärke hängt nicht frei im Wasser, sondern schwebt in einem starren, transparenten, mit Wasser gefüllten Zylinder, der kleine Kommunikationen zum See aufweist, damit während der Probenahme der Druckausgleich möglich ist. Er ist aus verzinktem Armierungsnetz von 15 cm Maschenweite gefertigt, mit starker Plastikfolie ausgekleidet und an drei Bojen aufgehängt. Durch die beiden Folien werden etwa 10% des Lichtes absorbiert. Das Kulturvolumen beträgt rund 1400 l. Die nötige Turbulenz wird durch ein kleines Rührertellerchen erzeugt, das direkt mit einem Schwimmer verbunden ist. Es ist anzunehmen, dass bei dieser direkten Übertragung von mechanischer Energie von der Oberfläche in die Tiefe, die so erzeugte Turbulenz die natürliche übertrifft. Rührerteller, Rührstange und Verschlussarmatur sind aus Hart-PVC gefertigt. Die Durchführung des Rührgestänges ins Zelleninnere wurde mit einem leicht beweglichen Faltenbalg aus Gummi abgedichtet.

Die Aufhängevorrichtungen sind so bemessen, dass die NTZ im Bereich jener Tiefe exponiert sind, in welchem im allgemeinen maximale Assimilationsraten gemessen werden (mittlere Tiefe = 2,5 m). Aus dieser Tiefe wurde auch das Seewasser entnommen und mit einer handbetriebenen Kolbenpumpe möglichst schonend in die Zellen gefüllt. Eine NTZ enthielt als Vergleichsprobe unverändertes Seewasser. In den andern wurde die Phosphorkonzentration durch Zusatz von $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot 2 \text{H}_2\text{O}$ (Merck) erhöht. Bereits im ersten Vorversuch wurde festgestellt, dass der unerwünschte Algenaufwuchs auf den Plastikfolien und vor allem der sich auf dem Deckel der NTZ ansammelnde biogen gefällte Kalk den Lichtgenuss der Planktonkulturen stark beeinträchtigt hätte. Die NTZ wurden daher durch Taucher regelmässig kontrolliert und gereinigt.

Zur Entnahme von Proben wurde durch den «Probenahmeschlauch» ein zweiter dünner Schlauch eingeführt, durch welchen das Wasser mit Hilfe einer Saugpumpe aus jeder beliebigen Höhe unmittelbar in die Probeflasche gesaugt werden konnte.

Abb. 10. Schematische Darstellung der Nährstofftestzellen. 1 Plastikzylinder, 2 Rührstange mit Schwimmer und Rührteiler, 3 Probenahmeschlauch, 4 Verschlussarmatur, 5 Boje.

Durch diesen zweiten Schlauch konnten der Kultur auch jederzeit Nährstoffe zugeführt werden, ohne dass die Nährstofftestzelle an die Oberfläche gehoben werden musste. Um möglichst repräsentative Proben zu erhalten, wurden aus sechs verschiedenen Tiefen der Zelle Wasser entnommen und daraus eine Mischprobe hergestellt. Die Probenahmen wurden zeitlich so angesetzt, dass sie unmittelbar vor dem lokalen Sonnenaufgang beendet waren. Dadurch wurden die Proben immer zur gleichen «physiologischen Zeit» entnommen, und man hatte die Gewähr, dass das Phytoplankton nicht durch den Einfluss von direktem Sonnenlicht geschädigt wurde.

Ein Teil der so gewonnenen Mischprobe wurde mit C^{14} versetzt und im Rotationslichtthermostaten während 4 Stunden exponiert. Dabei wurde die Temperatur während der ganzen Versuchsdauer konstant gehalten. Die Abweichung gegenüber der natürlichen Temperatur im See überstieg nie 2°C . Während der Exposition betrugen die Temperaturschwankungen höchstens $\pm 0,5^{\circ}\text{C}$.

Weitere 100 ml wurden mit Lugolscher Lösung [27] fixiert, und der Rest diente zur chemischen Analyse. Es wurden dabei folgende Komponenten erfasst:

Aus dem Rohwasser: Gesamtphosphor, pH-Wert, SBV.

Aus dem Filtrat: Gesamtphosphor und Phosphat.

Im folgenden werden die Versuche vor allem beschreibend behandelt und die gewonnenen Resultate zusammengestellt. Eine eingehendere Diskussion und vergleichende Betrachtung der einzelnen Experimente folgt im nächsten Abschnitt.

4.1 Versuch von 27.7.66 bis 14.8.66

Am Versuch waren vier Nährstofftestzellen beteiligt. Die Phosphorkonzentration wurde durch Zugabe von $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot 2 \text{H}_2\text{O}$ in NTZ_{15} um 15 mg/m^3 , in NTZ_{30} um 30 mg/m^3 und in NTZ_{50} um 50 mg P/m^3 erhöht. NTZ_0 enthielt als Vergleichsprobe unverändertes Seewasser. Die Konzentrationsänderungen der drei Phosphorkomponenten PO_4 , GOP und PP sowie die Veränderungen im Bestand des Phytoplanktons wurden während 18 Tagen verfolgt und die Photosyntheseaktivität im Rotationslichtthermostaten unter konstanten Bedingungen gemessen.

Zeitliche Veränderung der Konzentration der Phosphorkomponenten (PO_4 , GOP, PP)

Im Laufe der Versuchszeit konnte in allen vier NTZ eine Abnahme der Gesamtphosphorkonzentration beobachtet werden (Abb. 11). Dieser Verlust an Gesamtphosphor schied sich in den Nährstofftestzellen (NTZ_{15} , NTZ_{30} und NTZ_{50}) deutlich in zwei Phasen: eine rasche Abnahme während der ersten Tage und eine verlangsamte, konstante während der restlichen Versuchszeit. Diese Erscheinung kann verschiedene Ursachen haben:

- Verlust von gelösten Phosphorverbindungen durch ein Leck, durch Adsorption oder durch Diffusion.
- Aufnahme des PO_4 durch Organismen und nachfolgender Verlust des PP durch Sedimentation.

Da nach Abschluss des Versuches keine Leckstelle festgestellt wurde und sich Adsorption und Diffusion, wie aus einem besonderen Versuch im Labor hervorging, kaum bemerkbar machen, muss der Grossteil des Gesamtphosphorverlusts auf Sedimentation von PP zurückgeführt werden. Die Gesamtphosphordefizite betrugen bei Versuchsabbruch in der NTZ_0 7 mg P/m^3 , in der NTZ_{15} 23 mg P/m^3 , in der NTZ_{30} 37 mg P/m^3 und in der NTZ_{50} 57 mg P/m^3 . Das zeigt deutlich, dass die Verlustraten konzentrationsabhängig sind, und es scheint, dass sich die Gesamtphosphorkonzentrationen der gedüngten Proben bei längerer Versuchsdauer wieder jener der NTZ_0 angeglichen hätten.

In den NTZ_{15} , NTZ_{30} und NTZ_{50} wurden nach dem ersten Versuchstag maximale PP-Konzentrationen festgestellt. Der absolute Betrag dieses Maximums steht mit der zugegebenen Phosphatmenge in einem annähernd linearen Zusammenhang. Nach dem Durchlaufen dieses Maximums fallen die PP-Kurven parallel zu den Gesamtphos-

Abb. 11. Konzentrationsänderungen der Phosphorkomponenten $\text{PO}_4\text{-P}$ (●-----●), GOP ($\triangle$ ----- $\triangle$), PP ($\square$ — $\square$) sowie der Gesamtposphorkonzentration ($\circ$ — $\circ$).

phorkurven ab, ein weiteres Indiz dafür, dass die Verluste an Gesamtposphor auf Sedimentation von PP zurückzuführen sind. Während der Versuchsdauer wurde im See und in den NTZ eine sehr starke biogene Kalkausfällung beobachtet. Es muss in Betracht gezogen werden, dass ein Teil des zugesetzten Phosphats an der Oberfläche dieser Kalkpartikel adsorbiert und mit ihnen sedimentiert wurde. PP darf daher nicht unbesehen mit organismisch fixiertem Phosphor gleichgesetzt werden.

Das zugegebene Phosphat verschwand sehr rasch aus der Lösung und erreichte nach spätestens 4 Tagen in allen Nährstofftestzellen wieder den ursprünglichen Wert von etwa $1 \text{ mg PO}_4\text{-P/m}^3$. Bei Versuchsbeginn ist die Abnahme der Phosphatkonzentration pro Zeiteinheit linear von der PO_4 -Konzentration zur Zeit t_0 abhängig.

Die Konzentration der GOP-Verbindungen schwankte in allen NTZ unabhängig von der Gesamtposphorkonzentration um 5 mg P/m^3 .

Photosyntheseaktivität

Die Kohlenstoffassimilation ist eine Funktion der momentanen qualitativen und quantitativen Zusammensetzung des Phytoplanktons und des Zusammenspiels aller

äusseren Wirkungsfaktoren. Da sich bei längerer Versuchsdauer die Biomassen je nach den gegebenen Umweltbedingungen verschieden verändern, und es sich in unsern Experimenten zudem nicht um Monokulturen, sondern um heterogene, nicht synchrone, natürliche Populationen handelt, ist es unmöglich, die gemessenen Photosyntheseraten in eine bestimmte Anzahl «Assimilationseinheiten» einerseits und die momentane Wirkung der Umweltfaktoren andererseits zu zerlegen. Wenn es zutreffen sollte, dass unter Umständen eine erhöhte Assimilationsleistung mit verstärkter Exkretion gekoppelt ist oder Assimilationsprodukte als Reservestoffe angelegt werden, so wären hohe Assimilationsraten nur noch bedingt mit starkem Wachstum oder rascher Zellteilung identisch. Die gemessenen Aktivitäten sind zwar ein Mass für die Produktion an organischer Substanz und damit eine integrierte Antwort des Systems auf die veränderten Umweltbedingungen, aber sie sagen weder über den *momentanen* Stand der Nährstoffverhältnisse noch über qualitative oder quantitative Veränderungen der Zusammensetzung des Phytoplanktons etwas aus.

Die im ersten Versuch gemessenen Photosyntheseraten sind in Tab. 16 zusammengestellt.

Tab. 16. Photosyntheseraten (Angaben in $\text{mg C}_{\text{ass}}/\text{m}^3 \cdot \text{h}$).

NTZ	Versuchstag		4.	6.	9.	11.	15.	18.
	1.	2.						
0	2,16	3,19	4,43	4,84	3,20	2,06	2,14	2,26
15	4,05	6,96	7,82	9,40	3,91	3,75	2,43	2,46
30	5,06	9,75	13,40	11,55	5,95	6,16	5,10	3,71
50	6,76	10,60	15,80	25,23	13,89	13,09	5,98	5,85

Aus diesen Ergebnissen geht hervor, dass steigende Phosphatdüngung eine steigende Photosyntheseleistung bewirkte. In allen Nährstofftestzellen wurden zwischen dem vierten und sechsten Versuchstag maximale Assimilationsraten gemessen. Da zu diesem Zeitpunkt die künstlich erhöhten Phosphatspiegel bereits wieder auf die ursprüngliche, natürliche Konzentration (etwa $1 \text{ mg PO}_4\text{-P}/\text{m}^3$) abgesunken waren, muss angenommen werden, dass das zugesetzte Phosphat vom Plankton momentan aufgenommen und gespeichert, aber erst später wirksam wurde. Nach dem sechsten Versuchstag fielen die Photosyntheseraten in den gedüngten Proben wieder rasch ab, und ihr Verlauf lässt erwarten, dass sie sich bei längerer Versuchsdauer wieder jenen der Vergleichsprobe angeglichen hätten.

Qualitative und quantitative Planktonanalysen

Weil wie erwähnt die Messung der Photosyntheseraten allein keine eindeutigen Schlüsse auf Wachstum und Vermehrung der planktischen Algen zulässt und es zudem interessant ist, die Reaktion der wichtigsten Phytoplankter auf verschiedene starke Phosphordüngung kennenzulernen, wurden jene Vertreter, die das planktische Bild dominierten, im umgekehrten Mikroskop ausgezählt. Dabei wurden nur jene Formen berücksichtigt, die so häufig auftraten, dass der reine Zählfehler die 20%-Grenze nicht überstieg [61]. Bei der Beurteilung der Resultate muss zudem berücksichtigt werden, dass jede entnommene Probe wegen der möglichen inhomogenen Verteilung des Planktons in den NTZ mit einem nicht generell bestimmbar Fehler behaftet ist.

Die Resultate der Analyse des Phytoplanktons sind in Tab. 17 zusammengestellt. Es geht daraus deutlich hervor, dass die verschiedenen Vertreter des Phytoplanktons auf die Phosphatdüngungen verschieden reagierten.

Für *Oscillatoria rubescens* waren in der Vergleichszelle nach dem sechsten Versuchstag die Verlustraten grösser als die Zuwachsraten. In den NTZ₁₅, NTZ₃₀ und NTZ₅₀ entwickelte sie sich deutlich besser als in der Kontrolle, aber die Wachstumsraten unterschieden sich bei verschieden starker Düngung nicht mehr signifikant voneinander. *Stephanodiscus* spp. und *Cyclotella* spp. erreichten am sechsten Versuchstag in allen NTZ maximale Individuenzahlen. In den gedüngten Proben waren

Tab. 17. Individuendichten (Angaben in Individuen pro Liter).

Oscillatoria rubescens

NTZ	Versuchstag 1. Tag	6. Tag	11. Tag	15. Tag	18. Tag
0	20000	21600	8600	7850	7860
15	16650	25320	59000	59000	17240
30	17650	18000	41000	70600	34000
50	20000	42000	58800	54800	27520

Stephanodiscus spp. und *Cyclotella* spp.

NTZ	Versuchstag 1. Tag	6. Tag	11. Tag	15. Tag
0	1335000	1552000	740000	196000
15	1400000	2720000	886000	201000
30	1530000	2384000	334000	133000
50	1295000	3108000	288000	137000

NTZ	Versuchstag 1. Tag	6. Tag	11. Tag	15. Tag	18. Tag
<i>Nephrocytium</i> sp.					
0	4800	6000	7350	6870	7000
15	3800	7850	19600	†	20000
30	4920	4000	29500	49200	34800
50	4000	13500	24380	44000	47160
<i>Mougeotia</i> sp.					
0	24550	24000	58700	60900	71800
15	24600	50900	83800	167000	160000
30	20000	40000	133400	133000	290000
50	30000	78000	80400	147800	166000

Ulothrix amphigranulata

0	24550	31000	103000	84400	100000
15	27200	162000	182000	216000	141000
30	21300	148000	261000	410000	527000
50	19500	294000	570000	417000	491000

sie ungefähr 1,5–2mal so hoch wie bei Versuchsbeginn. In der Kontrolle dagegen konnte kaum eine gesicherte Zunahme festgestellt werden. Bei den Grünalgen *Nephrocytium* sp., *Ulothrix amphigranulata* und *Mougeotia* sp. konnte in den gedüngten Proben eine eindeutige Steigerung der Vermehrungsraten beobachtet werden. Während die Individuenzahl von *Nephrocytium* in der Vergleichszelle kaum zunahm, wurde am Versuchsende in der NTZ₅₀ rund der 12fache Ausgangswert registriert. Bei *Mougeotia* steht dem Quotienten I_{18}/I_0 von $Q = 3$ in der Vergleichszelle ein solcher von $Q = 15$ in der NTZ₃₀ gegenüber. In der NTZ₅₀ entwickelte sich diese Alge bereits wieder schlechter als in NTZ₃₀, aber immer noch deutlich besser als in der Vergleichsprobe. *Ulothrix* vermehrte sich um so stärker, je höher die Anfangsphosphatkonzentration war. Einem Nettozuwachs von rund 75000 Fäden pro Liter in der Kontrolle steht ein solcher von rund 480000 Fäden pro Liter in der NTZ₃₀ und NTZ₅₀ gegenüber.

4.2 Versuch vom 11.10.66 bis 20.10.66

An dieser Versuchsserie waren drei Nährstofftestzellen beteiligt. Die natürliche Phosphorkonzentration der Vergleichsprobe (NTZ₀) wurde in der NTZ₁₀ um 10 mg PO₄-P/m³ und in der NTZ₃₀ um 30 mg PO₄-P/m³ erhöht. Da durch sehr starken Wellengang die Rührstangen der drei NTZ beschädigt wurden, musste das Experiment bereits am neunten Versuchstag abgebrochen werden.

Zeitliche Veränderungen der drei Phosphorkomponenten (PO₄, GOP, PP)

Im Gegensatz zum ersten Experiment blieb diesmal die Gesamtposphorkonzentration in allen drei NTZ während der ganzen Versuchsdauer konstant (Abb. 12).

Abb. 12. Konzentrationsänderungen der Phosphorkomponenten PO₄-P (●—●), GOP (△—△), PP (□—□) sowie der Gesamtposphorkonzentration (○—○).

Das zugesetzte Phosphat verschwand während der ersten Versuchstage rasch aus der Lösung, konnte aber quantitativ in partikulärer Form wieder gefunden werden. Im weiteren unterschied sich dieses Experiment vom vorhergehenden eindeutig dadurch, dass das zugegebene Phosphat nicht vollständig in PP übergeführt wurde. In der NTZ₃₀ verblieb in der neuen Gleichgewichtslage eine Restkonzentration von rund 14 mg PO₄-P/m³, und die PO₄-Aufnahmerate am ersten Tag fiel diesmal besonders in der NTZ₃₀ wesentlich niedriger aus als im Sommer. Die GOP-Konzentration lag mit 10 mg P/m³ in allen drei Zellen wesentlich höher als im ersten Versuch.

Photosyntheseaktivität

Auch in diesen Versuchsreihen wurden in den gedüngten Proben höhere Assimilationsraten gemessen als in der Vergleichsprobe (Tab. 18). Sie übertrafen die Kontrolle am ersten Versuchstag um rund 300%. Auffallend ist jedoch, dass nach weiterer Phosphataufnahme die Photosyntheseraten der NTZ₃₀ zwar grösser als jene der Kontrolle, aber kleiner als jene der NTZ₁₀ ausfielen. Daraus muss geschlossen werden, dass zu diesem Zeitpunkt mit einer 30-mg-PO₄-P/m³-Düngung der optimale Gehalt an Gesamtphosphor bereits überschritten wurde.

Tab. 18. Photosyntheseraten (Angabe in mg C_{ass}/m³ · h).

NTZ	Versuchstag				
	1.	3.	5.	7.	9.
0	1,13	2,46	2,30	2,00	3,16
10	4,42	5,35	5,91	7,69	7,20
30	4,41	4,11	4,34	4,32	4,24

Qualitative und quantitative Planktonanalyse

Die häufigsten Formen waren zur Versuchszeit *Oscillatoria rubescens*, *Gomphosphaeria lacustris* und *Tabellaria fenestrata*. Die Fadenlänge von *Oscillatoria rubescens* war in diesem Versuch in NTZ₀ während der ganzen Versuchsdauer wesentlich grösser als in den beiden gedüngten Proben. Eine Erklärung dafür kann nicht gegeben werden; es ist aber daran zu denken, dass das Wasser der verschiedenen NTZ möglicherweise nicht aus demselben Wasserkörper und aus genau derselben Tiefe stammt. In Tab. 19 wurde aus diesem Grunde neben der Anzahl Individuen pro Liter für diese Alge auch noch die Biomasse (mm³/l) angegeben. Bis zum Abschluss des Versuchs hatten sich die Biomassen von *Oscillatoria rubescens* in den beiden gedüngten Proben verdreifacht. In der Vergleichszelle NTZ₀ konnte dagegen keine Vermehrung festgestellt werden. *Oscillatoria* reagierte also wie im ersten Experiment mit verstärktem Wachstum auf die Phosphatdüngung. *Gomphosphaeria lacustris* reagierte auf die Düngung mit 10 mg PO₄-P/m³ nicht signifikant, wurde jedoch durch die 30-mg-PO₄-P/m³-Düngung in der Vermehrung gehemmt. Die unterschiedliche Individuenzahl zwischen der NTZ₀ und der NTZ₁₀ am neunten Versuchstag ist wahrscheinlich auf eine erhöhte Verlustrate in der NTZ₀, verursacht durch den Ausfall des Rührers zwischen dem siebten und achten Tag, zurückzuführen. Dasselbe dürfte auch für *Tabellaria fenestrata* zutreffen. Wenn der Wert für den neunten Tag und NTZ₀ korrigiert wird, so streuen die Werte nur innerhalb des methodisch mögli-

chen Fehlers. *Tabellaria* reagierte in diesem Versuch also weder positiv noch negativ auf die Düngung mit Natriumdihydrogenphosphat.

Tab. 19.

Oscillatoria rubescens (Individuen pro Liter)

NTZ	Versuchstag		
	1. Tag	5. Tag	9. Tag
0	33 000	31 800	27 300
10	28 300	23 200	41 000
30	22 100	32 000	84 000

Oscillatoria rubescens (mm³/l)

0	0,7	0,8	0,6
10	0,3	0,5	1,0
30	0,3	0,5	0,9

Gomphosphaeria lacustris (Individuen pro Liter)

NTZ	Versuchstag		
	1. Tag	5. Tag	9. Tag
0	12 000	37 100	26 000
10	8 800	23 200	37 700
30	10 200	22 000	18 900

Tabellaria fenestrata (Individuen pro Liter)

0	43 600	75 900	30 000
10	34 000	61 800	64 500
30	34 500	48 600	89 000

4.3 Versuch vom 16.12.66 bis 5.1.67

An diesem Versuch waren vier Nährstofftestzellen beteiligt: NTZ₀, NTZ₅, NTZ₁₀ und NTZ₃₀. (Die Zahl im Index gibt die zugesetzte Phosphatmenge in mg/m³ an). Da die Plastikfolie im kalten Wasser relativ brüchig wird und während der Versuchsdauer stürmisches Wetter herrschte, traten bis zum Versuchsabbruch in allen Zellen ein bis zwei Risse von 1–2 cm Länge auf.

Zeitliche Veränderung der Konzentration der Phosphorkomponenten (PO₄, GOP, PP)

Bei den Tauchgängen konnten die erwähnten kleinen Leckstellen nicht beobachtet werden. Es ist daher ungewiss, wann sie auftraten, und es muss damit gerechnet werden, dass durch sie ein unbekannter Anteil des zugesetzten Phosphats in den See diffundierte. Aus den absoluten Konzentrationsänderungen der gelösten Phosphorverbindungen dürfen daher keine Schlüsse gezogen werden.

Immerhin fällt auf (vgl. Abb. 13), dass die PP-Konzentrationen der verschiedenen Nährstofftestzellen trotz stark unterschiedlichem Phosphatgehalt nur sehr wenig voneinander abwichen. Die Umsetzung von zugegebenem Phosphat in PP erfolgte somit während der Versuchszeit nur sehr langsam. Das bedeutet, dass der Phosphorbedarf und das Speicherungsvermögen des Phytoplanktons sehr gering waren. Die GOP-Konzentration schwankte in allen Zellen unabhängig von der Phosphatkonzentration zwischen 8 und 10 mg P/m³.

Photosyntheseaktivität

Die Assimulationsleistungen des Phytoplanktons variierten in der NTZ₀, NTZ₁₀ und NTZ₃₀ zwischen 1,8 und 2,8 mg C_{ass}/h · m³ und unterschieden sich nicht signifikant voneinander. In der NTZ₅ wurden im mittleren Versuchsabschnitt, wie aus Tab. 20 hervorgeht, an fünf aufeinanderfolgenden Versuchstagen leicht erhöhte Photosyntheseraten gemessen. Die höchste Assimilationsrate (3,49 mg C/h · m³) wurde in der NTZ₅ am elften Versuchstag beobachtet.

Abb. 13. Konzentrationsänderungen der Phosphorkomponenten $\text{PO}_4\text{-P}$ (●.....●), GOP (Δ-----Δ), PP (□-----□) sowie der Gesamtkonzentration (○-----○).

Während des Versuches in den Monaten Dezember/Januar konnte mit einer Phosphatdüngung also keine gesicherte Erhöhung der Primärproduktion bewirkt werden. Es muss daher angenommen werden, dass im Winter andere Faktoren, vor allem die niedrige Temperatur und das relativ schwache Licht, die Produktion an organischer Substanz begrenzen.

Tab. 20. Photosyntheseaktivität (Angaben in $\text{mg C}_{\text{ass}}/\text{h} \cdot \text{m}^3$).

NTZ	Versuchstag		4.	6.	8.	11.	13.	15.	18.	21.
	1.	2.								
0	2,29	2,23	2,22	2,68	2,58	2,72	2,80	1,93	1,83	2,66
5	2,14	1,96	2,22	2,80	3,08	3,49	3,16	3,09	2,58	2,35
10	2,32	2,15	2,29	2,41	2,52	2,68	2,50	2,69	2,50	2,30
30	2,33	2,02	2,46	2,50	2,54	2,51	1,83	2,20	2,04	2,40

Tab. 21. Individuen pro Liter.

NTZ	Versuchstag 2. Tag	6. Tag	11. Tag	21. Tag
<i>Oscillatoria rubescens</i>				
0	24000	24000	30000	24000
5	26000	25000	28000	33000
10	31000	24000	27000	25000
30	25000	31000	30000	31000
<i>Stephanodiscus</i> spp. (<i>St. hantzschii</i> und <i>St. alpinus</i>)				
0	51000	83000	120000	75000
5	53000	82000	92000	74000
10	58000	85000	81000	58000
30	56000	84000	99000	80000
<i>Tabellaria fenestrata</i>				
0	45000	95000	160000	120000
5	52000	100000	140000	100000
10	43000	77000	100000	72000
30	56000	100000	110000	91000
<i>Asterionella formosa</i>				
0	46000	63000	140000	100000
5	36000	51000	50000	79000
10	46000	54000	79000	58000
30	33000	80000	86000	66000
<i>Synedra</i> cf. <i>berolinensis</i>				
0	28000	33000	67000	150000
5	33000	37000	72000	170000
10	38000	36000	56000	120000
30	31000	35000	30000	180000

Qualitative und quantitative Planktonanalyse

Oscillatoria rubescens, *Tabellaria fenestrata*, *Asterionella formosa*, *Synedra* cf. *berolinensis* und *Stephanodiscus* spp. waren während der Versuchszeit die wichtigsten Vertreter des Phytoplanktons. Wie aus Tab. 21 hervorgeht, entwickelte sich in den gedüngten Proben keine Form besser als in der Vergleichszelle. Die Wachstums- und Vermehrungsraten waren (in guter Übereinstimmung mit der gemessenen Photosyntheseaktivität) ungefähr gleich gross wie oder nicht signifikant kleiner als in der Kontrollzelle.

4.4 Versuch vom 2.3.67 bis 17.3.67

Am Versuch waren die vier Nährstofftestzellen NTZ₀, NTZ₅, NTZ₁₀ und NTZ₃₀ beteiligt. Die Zahl im Index gibt an, um wie viele mg PO₄-P/m³ die Anfangskonzentration durch Zugabe von Natriumdihydrogenphosphat erhöht wurde.

Zeitliche Veränderung der Konzentrationen der Phosphorkomponenten (PO₄, GOP, PP)

Im Gegensatz zum Experiment von Abschnitt 4.3 im Dezember/Januar konnte in diesem Versuch wieder eine deutliche Überführung von Phosphat in PP beobachtet werden. Die zeitliche Veränderung der Phosphatkonzentration (Abb. 14) unterschied sich aber von jener der Sommer- und Herbstexperimente (Abschnitte 4.1, 4.2, 4.5, 4.6) dadurch, dass die Aufnahmegeschwindigkeit zur Zeit Null minimal war und je nach der vorgelegten Anfangskonzentration erst in einem späteren Zeitpunkt ihr Maximum erreichte.

Das rasche Anwachsen der PP-Konzentration im mittleren Versuchsabschnitt fiel zeitlich mit der grössten Zunahme der Assimilationsraten und der stärksten Vermehrung der Zellzahlen zusammen. Es wäre verlockend, aus diesen Beobachtungen auf ein mit Phosphat optimal versorgtes Phytoplankton mit kleinem Speichervermögen zu schliessen (s. S. 54).

Die künstliche PO₄-Erhöhung wirkte sich auch in diesem Experiment nicht auf die Konzentration des GOP aus. Sie schwankte, ohne sichtlichen Zusammenhang mit der PO₄-Konzentration, um 7,5 µg/l.

Photosyntheseaktivität

Bis zum sechsten Versuchstag unterschieden sich die Photosyntheseraten der vier NTZ nicht signifikant voneinander. Verglichen mit der NTZ₀, wurden am elften und dreizehnten Tage in der NTZ₁₀ die doppelten, am fünfzehnten Tag gar die vierfachen Assimilationsraten erreicht. Die Assimilationsraten der NTZ₃₀ lagen zwischen jenen der NTZ₁₀ und der Vergleichszelle NTZ₀. Die für das Phytoplankton optimale P-Konzentration war offenbar auch in diesem Versuch durch die Düngung mit 30 mg P/m³ bereits überschritten. Die Photosyntheseraten der NTZ₅ lagen anfänglich leicht tiefer, später unbedeutend höher als jene der Vergleichszelle.

Quantitative und qualitative Planktonanalyse

Oscillatoria rubescens vermehrte sich in allen vier NTZ kaum. Ein Einfluss der Phosphatdüngung konnte nicht sicher beobachtet werden. *Tabellaria fenestrata* erreichte in den gedüngten Proben am zwölften Tag ihre maximale Dichte. Zu diesem

Abb. 14. Konzentrationsänderungen der Phosphorkomponenten $\text{PO}_4\text{-P}$ (●.....●), PP (△- - - - △), GOP (□- - - - □) sowie der Gesamtposphorkonzentration (○- - - - ○).

Zeitpunkt wurde in der NTZ₁₀ beinahe, in der NTZ₃₀ mehr als die doppelte Zellzahl registriert. Positiv auf die Düngung reagierte auch *Synedra cf. berolinensis*, die, verglichen mit der Kontrolle am zwölften Tag, in der NTZ₁₀ beinahe die dreifache und in der NTZ₃₀ gut die doppelte Dichte erreichte. *Stephanodiscus astraea* übertraf am zwölften Tag in den Nährstofftestzellen NTZ₁₀ und NTZ₃₀ die Individuenzahl der Vergleichszelle um mehr als 100%, und *Stephanodiscus hantzschii* entwickelte sich in der NTZ₁₀ am besten, wo er bei Versuchsabbruch mit 1750000 Individuen pro Liter mehr als den doppelten Wert der Kontrolle erreichte. Mit Ausnahme von *Oscillatoria rubescens* reagierten also alle berücksichtigten Formen eindeutig positiv auf die Düngung.

Tab. 22. Photosyntheseaktivität (Angaben in mg C_{ass}/h · m²).

NTZ	Versuchstag						
	1.	4.	6.	8.	11.	13.	15.
0	1,99	2,14	4,40	5,25	6,74	6,62	4,40
5	2,02	2,26	3,27	4,00	7,32	6,76	7,70
10	1,91	2,38	3,66	5,98	14,94	14,60	17,08
30	1,86	2,36	3,80	4,75	9,07	7,70	11,25

4.5 Versuch vom 28.4.67 bis 16.5.67

Diesmal wurde die Versuchsanordnung etwas anders gewählt als in den vorhergehenden Experimenten. Um den Einfluss einer einmaligen massiven Düngung mit demjenigen einer schwächeren, aber mehrmals wiederholten Nährstoffanreicherung verglichen zu können, wurde neben der normal ansteigenden Konzentrationsreihe NTZ₀, NTZ₁₀, NTZ₃₀ der vierten Nährstofftestzelle NTZ_{3×7} während der Versuchsdauer von 19 Tagen 7mal 3 mg PO₄-P/m³ zugesetzt.

Zeitliche Veränderung der Phosphorkomponenten (PO₄, GOP, PP)

Im ersten Zeitabschnitt blieb die Gesamt-P-Konzentration konstant und fiel nachher ungefähr parallel zur Konzentration der PP ab. Die Gesamt-P-Defizite betrugen beim Versuchsabbruch in der NTZ₀ 5,5 mg P/m³, in der NTZ₁₀ 12,3 mg P/m³ und in der NTZ₃₀ 20,0 mg P/m³. Analog dazu stieg die Gesamt-P-Konzentration in der NTZ_{3×7} während der ersten 7 Tage an und blieb nachher ungefähr konstant.

Das zugesetzte PO₄ wurde in der NTZ₃₀ in 5 Tagen, in der NTZ₁₀ bereits am ersten Tag beinahe vollständig aufgebraucht. Diese starke PO₄-Zehrung verhinderte auch bei wiederholter Düngung in der NTZ_{3×7} eine Anreicherung von freien Phosphat-Ionen.

Erstmals konnte eine deutliche Beeinflussung der GOP-Komponenten durch die PO₄-Düngung beobachtet werden (Abb. 15). Wichen die Konzentrationen in der NTZ₁₀ und NTZ_{3×7} nicht wesentlich von jenen der Vergleichszelle ab, so konnte in der NTZ₃₀ bis zum vierten Tag ein deutlicher Anstieg um rund 9 mg GOP/m³ festgestellt werden. Zu diesem Zeitpunkt lag die PP-Konzentration bei 37 mg/m³ und erreichte erst am achten Tag das Maximum von 42 mg PP/m³. Im gleichen Zeitabschnitt verringerte sich aber die Phosphatkonzentration nur um 3 mg/m³. Stellt man zusätzlich die 2 mg Sedimentationsverlust in Rechnung, so müssen 4 mg GOP/m³ in PP über-

Abb. 15. Konzentrationsänderungen der Phosphorkomponenten $\text{PO}_4\text{-P}$ ($\bullet$), PP ($\square$) sowie der Gesamtkonzentration ($\triangle$). Zu den mit $\uparrow$ bezeichneten Zeiten wurden die $\text{PO}_4\text{-P}$ -Konzentrationen jeweils um $3 \mu\text{g P/l}$ erhöht.

geführt worden sein. Damit konnte in unsern Versuchen erstmals beobachtet werden, dass durch Organismen ausgeschiedener GOP reassimiliert werden kann. Da über die Zusammensetzung der GOP-Komponente nichts bekannt ist, muss die Frage, weshalb die oft beträchtlichen Gehalte an GOP trotz P-Bedarf nicht inkorporiert werden, allerdings offen bleiben. Möglicherweise handelt es sich dabei um einen dynamischen Gleichgewichtszustand im System PO_4 , GOP, PP oder aber um schwer abbaubare Phosphorverbindungen (s. S. 17).

Photosyntheseaktivität

In der Versuchsreihe NTZ_0 , NTZ_{10} , NTZ_{30} wurden während der ganzen Versuchsdauer mit steigender Düngung steigende Assimilationsraten gemessen. Mit dem in der NTZ_{30} registrierten Maximalwert von $12,1 \text{ mg C/h} \cdot \text{m}^3$ am elften Tag wurde der achtfache Wert der Kontrolle erreicht. Am gleichen Tag fiel die Assimilationsrate in der $\text{NTZ}_{3 \times 7}$ nach nur insgesamt 15 mg P/m^3 Zugabe beinahe gleich hoch aus. Am vierzehnten, siebzehnten und neunzehnten Tag wurden die Werte von NTZ_{30} durch diejenigen von $\text{NTZ}_{3 \times 7}$ übertroffen, obwohl die maximale Düngung (21 mg/m^3) stets unter derjenigen von NTZ_{30} blieb. Daraus muss gefolgert werden, dass die Produktion

Tab. 23. Individuen pro Liter.

NTZ	Versuchstag 1. Tag	4. Tag	8. Tag	12. Tag	15. Tag
<i>Oscillatoria rubescens</i>					
0	17 000	18 000	21 000	21 000	21 000
5	17 000	20 000	22 000	22 000	20 000
10	18 000	19 000	17 000	24 000	19 000
30	16 000	19 000	20 000	26 000	23 000
<i>Stephanodiscus astraea</i>					
0	53 000	108 000	191 000	199 000	250 000
5	50 000	86 000	161 000	244 000	308 000
10	66 000	85 000	195 000	460 000	293 000
30	60 000	90 000	251 000	466 000	297 000
<i>Stephanodiscus hantzschii</i>					
0	167 000	952 000	2 980 000	4 810 000	7 360 000
5	144 000	831 000	2 742 000	6 160 000	5 180 000
10	261 000	1 079 000	3 692 000	11 770 000	17 500 000
30	222 000	968 000	4 750 000	9 610 000	13 960 000
<i>Tabellaria fenestrata</i>					
0	85 000	123 000	282 000	291 000	318 000
5	59 000	76 000	196 000	450 000	340 000
10	63 000	110 000	246 000	533 000	286 000
30	76 000	124 000	311 000	733 000	388 000
<i>Synedra cf. berolinensis</i>					
0	34 000	38 000	153 000	199 000	498 000
5	30 000	38 000	73 000	297 000	582 000
10	54 000	52 000	157 000	584 000	780 000
30	62 000	77 000	133 000	470 000	780 000

nicht nur von der Gesamtmenge des zugefügten Nährstoffs abhängt, sondern entscheidend von der Zufuhr *pro Zeiteinheit* abhängt.

Qualitative und quantitative Planktonanalyse

Oscillatoria rubescens erreichte am zehnten Tag maximale Dichte, ohne eine eindeutige Reaktion auf die Phosphordüngung zu zeigen. *Tabellaria fenestrata* entwickelte sich in allen Zellen gut. In den gedüngten Proben übertrafen die Zellenzahlen pro Liter diejenigen der Kontrolle leicht, unterschieden sich aber untereinander nicht signifikant. *Synedra* spp. vermehrte sich in allen Zellen nur schwach, reagierte aber auf die Düngung eindeutig positiv. Maximale Dichte wurde am vierzehnten Tag in der NTZ_{3×7} erreicht.

Synedra cf. *berolinensis* vermehrte sich bei fortgesetzter kleiner Düngung bis zum vierzehnten Tag eindeutig am besten. Durch die Initialdüngung von 10 mg P/m³ konnte die Teilungsrate leicht gesteigert werden. Die stärkere Düngung in der NTZ₃₀ wirkte eher hemmend.

Stephanodiscus hantzschii hatte unter natürlichen Bedingungen im März bei relativ hoher PO₄-Konzentration maximale Entfaltung erreicht. (Vgl. Experiment vom 2.3.67 bis 17.3.67.) Bei Versuchsbeginn trat diese Kieselalge in allen NTZ so selten auf, dass sie quantitativ nicht erfasst werden konnte. Im mittleren Versuchsabschnitt entwickelte sich *Stephanodiscus hantzschii* bei starker Düngung nochmals explosionsartig. Verglichen mit der Kontrollzelle wurde in der NTZ₁₀ am elften Versuchstag die 15fache, in der NTZ₃₀ gar die 50fache Individuendichte erreicht. Die wiederholte schwache Düngung stimulierte die Zellteilung nur unbedeutend.

Rhodomonas lacustris und *Rh. lens* erreichten im ersten Drittel der Versuchsdauer maximale Entfaltung, ohne dass sich ein gesicherter Zusammenhang zwischen Düngung und Ertrag ableiten liess. Nach der Überschreitung des Maximums verringerte sich die Individuendichte der gedüngten Proben jedoch merklich langsamer. Die gleiche Verlustrate in allen vier Zellen vorausgesetzt, deutet das auf eine verstärkte Vermehrung in den gedüngten Proben hin, obwohl sich zu diesem Zeitpunkt die Phosphatkonzentrationen der vier Kulturen nicht mehr voneinander unterschieden. Wird eine antagonistische Wirkung der übrigen Algen ausgeschlossen, so weist diese Beobachtung darauf hin, dass *Rh. lacustris* und *Rh. lens* Phosphor zu speichern vermögen. Die nicht näher identifizierten kugeligen grünen μ -Algen von durchschnittlich etwa 1,8–2 μ m Durchmesser reagierten auf die Düngung eindeutig mit gesteigerter Teilungsrate. Bereits am vierzehnten Versuchstag (nach insgesamt nur 18 mg P/m³ Düngung) erreichten sie in der NTZ_{3×7} die Individuendichte von NTZ₃₀ und übertrafen sie in der Folge wesentlich. Diese Alge bewirkte wahrscheinlich in der NTZ_{3×7} nach dem vierzehnten Versuchstag die überraschend hohen Assimilationsraten (vgl. Tab. 24).

Tab. 24. Photosyntheseraten (Angaben in mg C_{ass}/h · m³).

NTZ	Versuchstag							
	1.	3.	5.	8.	11.	14.	16.	19.
0	2,52	2,17	3,01	1,76	1,68	1,13	1,26	0,85
10	4,08	3,44	5,75	4,79	4,68	3,61	3,37	3,57
30	4,99	4,85	7,60	10,11	12,80	7,42	7,79	7,33
3 × 7	3,37	2,95	4,94	6,49	11,25	8,40	10,60	11,74

Tab. 25. Individuen pro Liter.

NTZ	Versuchstag 1. Tag	5. Tag	11. Tag	14. Tag	19. Tag
<i>Oscillatoria rubescens</i>					
0	12000	14000	17000	13000	9000
3 × 7	9000	12000	17000	11000	10000
10	9000	13000	17000	12000	13000
30	8000	10000	22000	13000	10000
<i>μ-Algen</i>					
0	16000000	32550000	23150000	21900000	16000000
3 × 7	16000000	48000000	101000000	135000000	467000000
10	13000000	33000000	54150000	58000000	19000000
30	24000000	39000000	150000000	160000000	120000000
<i>Stephanodiscus hantzschii</i>					
0	—	—	101000	vereinzelt	vereinzelt
3 × 7	—	—	443000	687000	vereinzelt
10	—	—	1501000	vereinzelt	vereinzelt
30	—	—	5150000	6450000	3630000
<i>Tabellaria fenestrata</i>					
0	169000	499000	567000	541000	783000
3 × 7	156000	451000	1162000	1060000	1008000
10	152000	383000	894000	1010000	1300000
30	145000	291000	858000	1046000	945000
<i>Synedra</i> spp.					
0	13000	19000	20000	15000	8000
3 × 7	10000	16000	42000	46000	21000
10	11000	20000	33000	34000	22000
30	13000	16000	29000	40000	37000
<i>Synedra</i> cf. <i>berolinensis</i>					
0	69000	100000	141000	296000	929000
3 × 7	71000	102000	626000	757000	586000
10	57000	129000	374000	384000	535000
30	73000	87000	222000	172000	542000
<i>Rhodomonas lacustris</i> und <i>Rhodomonas lens</i>					
0	1440000	3340000	1110000	686000	568000
3 × 7	1098000	2525000	1110000	1320000	626000
10	1278000	3800000	1432000	1140000	879000
30	1224000	4010000	3440000	2740000	1372000

4.6 Versuch vom 28.6.67 bis 12.7.67

Die Versuchsanordnung stimmte mit jener des Versuchs von Abschnitt 4.5 überein. Eine Nährstofftestzelle enthielt unverändertes Seewasser, in zwei weiteren wurde der Gesamtphosphorgehalt durch eine einmalige Phosphatzugabe um 10 bzw. 30 mg/m³ erhöht, und der vierten Zelle wurden während der Versuchsdauer von 15 Tagen in sieben Raten je 3 mg PO₄-P/m³ also insgesamt 21 mg P/m³ zugeführt.

Zeitliche Veränderung der Phosphorkomponenten (PO_4 , GOP, PP)

Das zugesetzte Phosphat wurde anfänglich mit der gleichen Geschwindigkeit, später aber wesentlich langsamer aufgezehrt als im vorangehenden Versuch, so dass die Phosphatkonzentration in der NTZ₃₀ erst nach 13 Tagen wieder auf die ursprüngliche Konzentration absank (Abb. 16). In der NTZ_{3×7} konnte trotz wiederholter Düngung nie eine Erhöhung des freien Phosphats festgestellt werden.

Bei Versuchsbeginn bewirkte die PO_4 -Düngung in der NTZ₁₀ und vor allem in der NTZ₃₀ eine eindeutige Erhöhung der GOP-Konzentration, die am ersten Versuchstag mit einem ersten Maximum von 14,9 mg P/m³ beinahe doppelt so hoch ausfiel wie in der Vergleichsprobe. Nach dem vierten Tag erhöhte sich die GOP-Konzentration in allen vier Zellen leicht, um nach dem zehnten Tag wieder abzufallen.

Durch die PO_4 -Düngung wurde die PP-Konzentration in der NTZ₁₀ im Maximum um 9 mg/m³, in der NTZ₃₀ um 22 mg/m³ und in der NTZ_{3×7} um 11 mg/m³ erhöht. Auffallend ist, dass die Zunahmen an PP am ersten Versuchstag in den NTZ₁₀ und NTZ₃₀ praktisch gleich hoch ausfielen, obwohl die PO_4 -Abnahme um rund 7 mg P/m³ differierten. Diese Differenz wurde jedoch wie erwähnt als GOP wiedergefunden.

Photosyntheseaktivität

Steigende Düngermenge hatte eine deutliche Steigerung der Photosynthese zur Folge. In den ersten vier Versuchstagen lagen die Photosyntheseraten der NTZ₁₀ und NTZ_{3×7} etwa 1,5–2mal so hoch wie jene der Vergleichszelle. Die Kohlenstoffassimilation der Proben aus der NTZ₃₀ fiel in diesem Zeitabschnitt etwas niedriger aus als diejenige der schwächer gedüngten Zellen. Während sich die Aktivität der NTZ₁₀ nach dem vierten Tag mehr und mehr jener der Vergleichszelle anglich, steigerte sich die Wirkung der Düngung in den beiden übrigen Zellen bis zum zehnten Tag. Zu diesem Zeitpunkt wurde in der NTZ₃₀ rund 6,5mal, in der NTZ_{3×7} nach insgesamt 15 mg P/m³ zugeführtem PO_4 rund 3mal soviel Kohlenstoff assimiliert wie in der Vergleichszelle. Stellt man die Steigerung der Kohlenstoffassimilation der zugegebenen Phosphatmenge gegenüber, ergibt sich, dass das zugeführte Phosphat in der NTZ_{3×7} während der ersten 4 Tage am besten, während der restlichen Versuchsdauer besser als in der NTZ₁₀ und zum mindesten gleich gut wie in der NTZ₃₀ ausgenützt wurde.

Qualitative und quantitative Planktonanalysen

Die bereits im letzten Versuch erwähnten kleinen kugeligen Grünalgen (μ -Algen) dominierten diesmal das planktische Bild eindeutig. Sie reagierten auf die Phosphatdüngung mit stark gesteigerter Teilungsrate und erreichten am zehnten Tag in der NTZ₃₀ eine maximale Dichte von 790 000 000 Individuen pro Liter, was dem rund 600fachen Ausgangswert entsprach.

Wie aus der Tab. 27 ersichtlich ist, zeigte ausser *Dictyosphaerium* keine Form des Netzplanktons eine positive Reaktion auf die Phosphatdüngung, und in den meisten Fällen überwog die Verlustrate die Zuwachsrate.

Dinobryon spp. entwickelte sich in der Vergleichszelle und NTZ_{3×7} wesentlich besser als in der NTZ₁₀ und NTZ₃₀. Diese Beobachtung bestätigt die Ergebnisse von RODHE [45], wonach sich *D. divergens* im schwachgedüngten Wasser des Erkenesees

Abb. 16. Konzentrationsänderungen der Phosphorkomponenten $\text{PO}_4\text{-P}$ (●-----●), GOP (△-----△), PP (□-----□) sowie der Gesamtkonzentration (○-----○). Zu den mit ↑ bezeichneten Zeiten wurde die $\text{PO}_4\text{-P}$ -Konzentration jeweils um $3 \mu\text{g P/l}$ erhöht.

Tab. 26. Photosyntheseraten (Angaben in mg $C_{ass}/h \cdot m^3$).

NTZ	Versuchstag		4.	6.	8.	10.	13.	15.
	1.	2.						
0	4,16	3,17	2,32	2,11	2,32	3,72	2,48	3,14
10	5,25	5,76	4,91	4,72	4,75	3,98	2,52	3,32
30	6,32	4,14	4,72	8,97	20,52	22,70	6,31	5,15
3 × 7	6,68	5,75	4,94	6,91	10,59	11,50	4,69	7,95

Tab. 27. Individuen pro Liter.

NTZ	Versuchstag 1. Tag	6. Tag	10. Tag	15. Tag
<i>μ-Algen</i>				
0	1391000	6580000	12780000	13900000
3 × 7	2122000	47750000	116800000	18000000
10	2538000	16400000	13200000	10600000
30	1300000	86800000	790000000	40800000
<i>Dictyosphaerium Ehrb.</i>				
0	—	9750	8000	8700
3 × 7	—	34000	40000	28000
10	—	10000	16000	9200
30	—	13000	15000	17000
<i>Dinobryon spp.</i>				
0	9000	34000	62000	51000
3 × 7	10000	57000	37000	46000
10	10000	23000	29000	24000
30	9000	15000	10000	5000
<i>Tabellaria fenestrata</i>				
0	446000	342000	256000	249000
3 × 7	414000	416000	334000	298000
10	524000	380000	231000	109000
30	504000	345000	73000	12000
<i>Fragilaria crotonensis</i>				
0	10000	7000	11000	7400
3 × 7	9000	10000	15000	12000
10	10000	9000	10000	3000
30	11000	10000	3000	9000
<i>Cryptomas spp.</i>				
0	282000	22000	47000	47000
3 × 7	93000	25000	34000	29000
10	320000	30000	18000	15000
30	494900	5000	7000	7000

(Zugabe kleiner als $4 \mu\text{g PO}_4\text{-P/l}$) manchmal besser, im stärker gedüngten Wasser (mehr als $5 \mu\text{g PO}_4\text{-P/l}$) immer schlechter als im unbehandelten Wasser entwickelte.

Eine Hemmung des Wachstums durch antagonistische Wirkung anderer Algen kann in diesem Fall mit grosser Wahrscheinlichkeit ausgeschlossen werden, da die Zellzahlen des Netzplanktons in den verschiedenen NTZ nur unbedeutend voneinander abwichen, und *Dinobryon* spp. sich in der NTZ_{3 x 7} trotz wesentlich höherer μ -Algen-Konzentration eindeutig besser entwickelte als in der NTZ₁₀.

5. Diskussion

5.1 Phosphataufnahme

Das zugesetzte Phosphat wurde zu den verschiedenen Jahreszeiten vom Phytoplankton unterschiedlich rasch inkorporiert.

Im Zeitabschnitt Mai bis Oktober (Experimente von Abschnitt 4.1, 4.2, 4.5, 4.6) war die Aufnahmegeschwindigkeit bei Versuchsbeginn maximal, und es stellte sich nach wenigen Tagen bereits ein neues $\text{PO}_4\text{-PP}$ -Gleichgewicht ein. Das Phosphat wurde dabei, von einer Ausnahme abgesehen (NTZ₃₀ in Abschnitt 4.2), stets bis auf die natürliche ursprüngliche Konzentration aufgezehrt. Die Aufnahmegeschwindigkeit zur Zeit $t = 0$ war abhängig von der Phosphatanfangskonzentration. In einigen Fällen schien die Aufnahmegeschwindigkeit direkt proportional der Anfangskonzentration zu sein. Dieses Ergebnis deckt sich mit den Befunden von KETCHUM [68]. Er zeigte an *Nitzschia closterium*, dass die Aufnahmeraten bis zu einer bestimmten Anfangskonzentration dieser direkt proportional sind und dass bei höhern Anfangskonzentrationen ein Sättigungsplateau der Aufnahmegeschwindigkeit erreicht wird. Die PO_4 -Aufnahmegeschwindigkeit ist ferner abhängig von der Nitratkonzentration. Zu analogen Resultaten kamen auch RAMAMURTHY und KRISHNAMURTHY, die mit *Trichodesmium erythraeum* arbeiteten [69].

Die Veränderung der PP-Konzentration im März 1966 erinnert stark an eine typische Wachstumskurve. Die Aufnahmegeschwindigkeit zur Zeit $t = 0$ war minimal (Anlaufphase), stieg im mittleren Versuchsabschnitt merklich an (logarithmische Phase) und erreichte wieder Minimalwerte (stationäre Phase). Die starke Zunahme an PP im mittleren Versuchsabschnitt fiel zeitlich mit deutlich erhöhten Photosynthese- und Teilungsraten zusammen.

Im Winter war die Überführung von $\text{PO}_4\text{-P}$ in PP unbedeutend und konnte kaum gesichert nachgewiesen werden.

Es können daraus folgende Schlüsse gezogen werden:

Sommerplankton (Mai bis Oktober): Hoher P-Bedarf, grosse Speicherkapazität.

Winterplankton (Dezember/Januar): Kein P-Bedarf, keine Speicherkapazität.

Frühjahrsplankton (März): P-Bedarf, aber keine oder nur geringe Speicherkapazität.

Bei der Interpretation der Resultate muss man sich aber bewusst sein, dass der gefundene PP nicht unbesehen dem organismisch fixierten Phosphor gleichgesetzt werden darf. Ein Teil davon ist mit Detritus assoziiert, und es ist anzunehmen, dass Detritus auch PO_4 zu adsorbieren vermag und daher eine aktive Phosphataufnahme

durch das Phytoplankton vortäuschen kann. Es wurde jedoch von andern Autoren (z.B. [14, 17, 45, 79]) unter günstigeren Versuchsbedingungen schon vielfach nachgewiesen, dass an Phosphor verarmte Algen bei Phosphatangebot ihr P-Defizit in kurzer Zeit zu decken und darüber hinaus noch Phosphor zu speichern vermögen. Die Wahrscheinlichkeit ist daher gross, dass auch in unseren Experimenten die rasche Zunahme an PP ohne entsprechende Zellvermehrung auf die Speicherung von PP zurückzuführen ist.

5.2 Sedimentationsverluste

Bei den Versuchen fällt auf, dass die Verlustraten des Gesamtphosphors in den gedüngten Proben oft höher sind als in den Vergleichszellen. Dies bedeutet, dass sich die Gesamtphosphorkonzentrationen bei genügend langer Versuchsdauer wieder dem Ausgangswert angleichen würden. Im folgenden wird versucht, diese Erscheinung anhand eines Modells zu erklären. Es ist bekannt, dass das Phytoplankton bei einem Phosphorüberangebot Phosphor zu speichern vermag [14, 17, 45, 79]. Wenn sich nach vollständiger Aufzehrung des Phosphats aus dem Nährmedium die Algen weiterhin teilen, so muss sich der P-Gehalt der Zellen wieder verringern. Da der Gesamtphosphorgehalt der gesamten Biomasse konstant bleibt, so gilt folgende Gleichung:

$$c_0 N_0 = \text{konstant} = c_t N_t \quad (1)$$

Dabei bedeutet c_0 den P-Gehalt der Algenzellen und N_0 die Anzahl der Individuen nach Abschluss der PO_4 -Aufnahme. c_t und N_t geben den P-Gehalt pro Zelle und die Individuenzahl zu einem späteren Zeitpunkt t an.

Die Zellteilung erfolge in einem begrenzten Zeitabschnitt exponentiell nach der Zinseszinsformel:

$$N_t = N_0 (1 + 0,01 p)^t \quad (2)$$

p = täglicher Zuwachs in Prozent ausgedrückt.

Aus (1) und (2) lässt sich der P-Gehalt pro Algenzelle zur Zeit t berechnen:

$$c_t = \frac{c_0 N_0}{N_t} = \frac{c_0}{(1 + 0,01 p)^t} \quad (3)$$

In unserm Experiment wurde aber die Individuenzahl nicht nur täglich mit $p\%$ vermehrt, sondern ebenso durch die Sedimentationsverluste täglich wieder um $v\%$ verringert. N gibt an, wie viele Zellen im Kulturgefäss total vorhanden sind, n wie viele Individuen noch frei im Wasser schweben (noch nicht sedimentiert sind).

Zeit	n = Anzahl im Wasser schwebende Algen
$t = 0$	$n_0 = N_0$
$t = 1$	$n_1 = N_0 + N_0 0,01 p - N_0 0,01 v - N_0 0,01 p 0,01 v$ <div style="display: flex; justify-content: space-around; font-size: small;"> (Zuwachs) (Verlust) (Verlust vom Zuwachs) </div> $= N_0 (1 + 0,01 p) - N_0 0,01 v (1 + 0,01 p)$ $= N_0 (1 + 0,01 p) (1 - 0,01 v)$
$t = 2$	$n_2 = n_1 + n_1 0,01 p - n_1 0,01 v - n_1 0,01 p 0,01 v$ $= n_1 (1 + 0,01 p) - (1 - 0,01 v)$ $= N_0 (1 + 0,01 p)^2 (1 - 0,01 v)^2$
$t = t$	$n_t = N_0 (1 + 0,01 p)^t (1 - 0,01 v)^t$

Aus dem bekannten P-Gehalt pro Algenzelle (3) und der zur Zeit t noch schwebenden Algenzellen lässt sich der noch schwebende PP berechnen.

$$PP_{\text{schweb } (t)} = c_t n_t = \frac{c_0}{(1 + 0,01 p)^t} N_0 (1 + 0,01 p)^t (1 - 0,01 v)^t \quad (4)$$

Der Sedimentationsverlust im Zeitabschnitt «0 bis t » ergibt sich aus

$$\begin{aligned} \text{Sedimentationsverlust an PP} &= PP_{\text{schweb } (0)} - PP_{\text{schweb } (t)} \\ &= c_0 N_0 - c_0 N_0 (1 - 0,01 v)^t \\ \text{Sedimentationsverlust an PP} &= c_0 N_0 (1 - (1 - 0,01 v)^t) \end{aligned} \quad (5)$$

Da wir nicht mit Monokulturen arbeiteten, setzt sich die Grösse N aus einer bestimmten Anzahl Partikeln verschiedenster Art zusammen (verschiedene Algen und verschiedene Formen von Detritus). Jeder Algenspezies ist eine bestimmte Verlustrate eigen, und sie reagiert auf die Phosphordüngung artspezifisch, sowohl was Speichungsvermögen als auch was die Teilungsrate betrifft. In unserm Experiment liegen die Verhältnisse also derart kompliziert, dass sie mathematisch nicht genügend erfasst werden können. Das ändert aber nichts an der qualitativen Aussage der Gleichung (5): Wenn die tägliche Sedimentationsrate v , die vom P-Gehalt der Algenzellen unabhängig ist, grösser als Null ist, so ist der Verlust an PP um so grösser, je mehr Phosphor gespeichert wurde, und zwar unabhängig von der Teilungsrate. Da diese Überlegungen natürlich auch im See ihre Gültigkeit behalten, bedeutet das, dass jede phosphorspeichernde Alge die mögliche Produktion eines Gewässers momentan vermindert.

Unsere Ergebnisse stimmen in dieser Beziehung deutlich mit jenen von EINSELE [8] überein, die zeigten, dass zur trophogenen Schicht zugefügtes Phosphat im Seston rasch inkorporiert und durch Sedimentation aus der trophogenen Schicht ausgeschieden wird. FINDENEGG [70] weist darauf hin, dass *Oscillatoria rubescens* im Frühjahr der oberen trophogenen Schicht Phosphat entzieht, sich im Sommer in tiefere Schichten zurückzieht und daher die Produktion in den höhern Wasserschichten im Sommer verringert. Nach GRIM [17] können vor allem Diatomeen dank ihrem hohen P-Speichungsvermögen und ihren hohen Sedimentationsraten wesentlich zur Phosphorverarmung der trophogenen Schicht beitragen. Er bezeichnet diesen Vorgang direkt als «natürliche dritte Reinigungsstufe». Sicher trägt sie zusammen mit der P-Falle «Sediment» wesentlich dazu bei, dass sich die dauernde humanaktive Belastung der Gewässer in den letzten Jahren nicht noch verheerender ausgewirkt hat. Die trotzdem rasch fortschreitende Produktionszunahme (z.B. gemessen an der hypolimnischen Sauerstoffzehrung) zeigt jedoch, dass der Eliminationseffekt dieser «natürlichen dritten Reinigungsstufe» nicht ausreicht, um die dauernde Nährstoffzufuhr schadlos aufzufangen.

5.3 Einfluss der künstlich erhöhten Gesamtposphorkonzentration auf die Entwicklung einzelner Phytoplankter

Die Experimente von RODHE [45] zeigten, dass der Phosphorbedarf der verschiedenen planktischen Algen so stark variiert, dass die gleiche Phosphatkonzentration für das Wachstum einer ersten Alge suboptimal (begrenzend), für jenes einer zweiten optimal und für dasjenige einer dritten sogar superoptimal (hemmend)

wirken kann. Er teilte die verschiedenen Arten je nach ihrem Phosphorbedarf in die folgenden drei Gruppen ein:

- I. Algen, deren ganzer optimaler Bereich unterhalb $20 \mu\text{g P/l}$ liegt.
- II. Algen, die sich zwar bereits unterhalb $20 \mu\text{g P/l}$, aber auch bei höheren Konzentrationen optimal entwickeln.
- III. Algen, deren ganzer optimaler Bereich oberhalb $20 \mu\text{g P/l}$ liegt.

Zu den Algen mit sehr geringem Phosphorbedarf (Gruppe I) gehören *Dinobryon divergens* und *Uroglena americana* (Chrysophyceae). In der Gruppe II ordnete er *Asterionella formosa* als Vertreter der Kieselalgen ein, während in der dritten Gruppe die Grünalgen wie *Scenedesmus quadricauda* zu finden sind. In dieser Gruppe ist nach Untersuchungen von STAUB [71] auch *Oscillatoria rubescens* und nach GERLOFF und SKOOG [72] auch *Microcystis aeruginosa* einzureihen. PAVONI [73] kam aufgrund sehr umfangreicher Felduntersuchungen zu einer auffallend ähnlichen Klassifizierung:

Seentyp	Häufigste Algengruppen nach PAVONI	Gruppierung nach RODHE
Oligotroph	Chrysophyceae	Gruppe I
	Diatomeae	Gruppe II
Mesotroph	Diatomeae	Gruppe II
	Chrysophyceae	Gruppe I
Eutroph	Cyanophyta	Gruppe III (STAUB)
	Cyanophyta	Gruppe III (STAUB)
	Diatomeae	Gruppe II
	Chlorophyceae	Gruppe III

In Tab. 28 wurden die Reaktionen jener Algen, die in den Experimenten am häufigsten auftraten, nochmals zusammengestellt. Dabei wurde die Individuendichte der Vergleichszelle (NTZ_0) $I_0 = 1$ gesetzt und jene der gedüngten Proben als Vielfaches davon auf halbe Einheiten gerundet angegeben. Als Stichtag wurde jener Versuchstag gewählt, an welchem in einer der vier Nährstofftestzellen die höchste während des Versuchs registrierte Dichte beobachtet wurde. Ausgehend von der Annahme, dass eine Alge um so stärker auf die Phosphatdüngung reagiere, je weiter die optimalen Nährstoffverhältnisse von den gegebenen natürlichen abweichen, wurden die Resultate von RODHE [45] durchwegs bestätigt. Die Grünalgen reagierten ausnahmslos mit stark erhöhtem, z. T. explosionsartigem Wachstum. Es zeigte sich ferner, dass die natürlichen Phosphorkonzentrationen im See für die meisten beobachteten Diatomeen suboptimal, für *Dinobryon* spp. aber superoptimal sind. Maximale Reaktion unter Diatomeen zeigte *Stephanodiscus hantzschii*, eine in eutrophen Gewässern zu Masseneinfaltungen neigende Form. *Oscillatoria rubescens*, bekannt als Indikator für eutrophierte Gewässer, reagierte kaum auf die Phosphatdüngung. Die hohen Relativwerte vom August 1966 werden hauptsächlich dadurch bedingt, dass sich diese Alge in der Vergleichszelle (NTZ_0) so schlecht entwickelte, dass die Verluste die Zuwachsraten übertrafen; sie zeigen aber dennoch, dass optimale und natürliche P-Konzentration sehr nahe beieinander liegen. Nach STAUB [71] wird das Wachstum von *Oscillatoria rubescens* begrenzt, wenn der prozentuale Anteil des Gesamtphosphors am

Tab. 28. Relative Individuendichten in Abhängigkeit von der Gesamtposphorkonzentration. Bezogen auf die Individuendichte $I_0 = 1$ der Kontrollzelle (*NTZ₃×₇).

Die Ziffern im Tabellenkopf beziehen sich auf die durchschnittliche Ges.-P-Konz. (µg P/l).	August 1966				Oktober 1966		
	17,5	23,8	31,5	47,0	20,5	31,5	51,5
CYANOPHYTA							
<i>Gomphosphaeria lacustris</i> Chodat	—	—	—	—	1	1,5	0,5
<i>Oscillatoria rubescens</i> D.C.	1	7,5	10	7	1	1,5	1,5
CHLOROPHYTA							
<i>Gemelliscystis neglecta</i> Teiling em. Skuja	—	—	—	—	—	—	—
µ-Algen	—	—	—	—	—	—	—
<i>Nephrocytium agardhianum</i> Naeg.	1	3	5	6,5	—	—	—
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i> Wood	—	—	—	—	—	—	—
<i>Ulothrix amphigranulata</i> Skuja	1	2	2,5	5,5	—	—	—
<i>Mougeotia</i> sp.	1	2	4	2	—	—	—
CHRYSTOPHYTA							
Chrysophyceae							
<i>Dinobryon</i> spp.	—	—	—	—	—	—	—
Diatomeae							
<i>Stephanodiscus astraea</i> (Ehrnb.) Grun.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Stephanodiscus hantzschii</i> Grun.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Stephanodiscus</i> spp. und <i>Cyclotella</i> spp.	1	1,5	1,5	2	—	—	—
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kg.	—	—	—	—	1	2	3
<i>Fragilaria crotonensis</i> (Edw.) Kitt.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Asterionella formosa</i> Hassall	—	—	—	—	—	—	—
<i>Synedra</i> spp.	—	—	—	—	—	—	—
<i>Synedra</i> cf. <i>berolinensis</i>	—	—	—	—	—	—	—
PYRROPHYTA							
Cryptophyceae							
<i>Rhodomonas lacustris</i> Pascher et Ruttner	}	—	—	—	—	—	—
<i>Rhodomonas lens</i> Pascher et Ruttner		—	—	—	—	—	—
<i>Cryptomonas ovata</i> Ehrnb.		—	—	—	—	—	—
<i>Cryptomonas erosa</i> Ehrnb.		—	—	—	—	—	—

Trockengewicht unter 0,3% fällt (kritische Konzentration im Sinne von GERLOFF und SKOOG [72]). Direkte Messungen von PAVONI [74] haben ergeben, dass für *Oscillatoria rubescens* dieser Wert im Vierwaldstättersee stets höher als 0,3% liegt und im Maximum sogar 2% überschreiten kann. Werte, die STAUB im Zürichsee und Burgäschisee ermittelte, schwanken zwischen 0,3 und 0,5% P, bezogen auf das Trockengewicht. Diese Luxuswerte [45] erklären, warum sich eine Erhöhung der Phosphatkonzentration im allgemeinen kaum auf das Wachstum dieser Algen auswirkte.

In rasch wachsenden Kulturen wurden solche Luxuswerte aber erst erreicht, wenn Anfangskonzentrationen von mehr als 3 mg PO₄-P/l vorgelegt wurden, also bei

Dezember 66/Januar 67				März 1967				Mai 1967				Juli 1967			
20,7	24,8	27,4	44,5	23,1	25,6	33,7	48,7	28,8	35,1	38,6	*53,8	15,1	19,4	28,6	*39,4
—	1,5	1	1,5	1	1	1	1	1	1	1	1	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	1	3
—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	30	8	1	1	10	61
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	5	2
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	0,5	0,5	0,2
—	—	—	—	1	1,5	2	2,5	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	1	1	2,5	2	1	14	4,5	51	—	—	—	—
1	1	0,5	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
1	1	0,5	0,5	1	1,5	2	2,5	1	1,5	1,5	1	1	1	1	1
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	0,3	1,5
1	0,5	0,5	0,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	3	2,5	—	—	—	—
1	1	1	1	1	1	1,5	1,5	1	1	2,5	0,5	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	1	—	—	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	1	1,5	1	3,5	—	—	—	—

Konzentrationen, die 100–1000mal höher liegen, als sie im Vierwaldstättersee je erreicht werden. Es wäre denkbar, dass diese Alge unter den hoch suboptimalen Nährstoffverhältnissen am natürlichen Standort zwar in der Lage ist, in genügendem Mass Phosphat aufzunehmen, dass ihr aber andere wichtige Faktoren, die das Wachstum und damit die Verdünnung des zelleigenen Phosphorgehalts erlauben würden, fehlen. Nach VOLLENWEIDER [75] ist dabei vor allem an Stickstoffverbindungen zu denken. RODHE [45] und MACKERETH [14] haben für *Asterionella formosa* gezeigt, dass Phosphat bei der gleichen Anfangskonzentration aus natürlichem Seewasser besser aufgenommen werden kann als aus synthetischen Nährlösungen. Es wäre zu prüfen, ob diese Beobachtung auch auf *Oscillatoria rubescens* übertragen werden kann.

5.4 Einfluss der künstlich erhöhten Gesamtposphorkonzentration auf die planktische Primärproduktion im Verlaufe eines Jahres

Da Resultate aus Bioassay-Testen je nach der Wahl des Stichtags quantitativ unterschiedlich, nach STANGE-BURSCH [76] sogar qualitativ entgegengesetzt ausfallen können, wurden zur generellen Beurteilung der Wirkung des zugesetzten Phosphors auf die Primärproduktion die Assimilationsraten aller Versuchstage arithmetisch gemittelt und die mittlere Assimilationsrate der Vergleichszelle (NTZ₀) sowie ihr mittlerer Gehalt an Gesamtposphor gleich 1 gesetzt.

In Abb. 17 ist die relative Erhöhung des Gesamtposphors und die dadurch bewirkte relative Veränderung der Assimilationsraten graphisch dargestellt. Es ist daraus ersichtlich, dass im Winter eine Phosphordüngung keine Steigerung der Primärproduktion bewirkt. Es muss angenommen werden, dass zu dieser Zeit das Ausmass der Primärproduktion bei der gegebenen Nährstoffkonzentration durch die niedrige Temperatur und die geringe Einstrahlung begrenzt wird.

Abb. 17. Relative Veränderung der mittleren Gesamtposphorkonzentration und die dadurch bewirkte relative Veränderung der mittleren Kohlenstoffassimilationsraten. C_{ass} und P_{tot} der ungedüngten Kontrolle (NTZ₀) wurden gleich 1 gesetzt.

Im März wurde mit einer Erhöhung der Gesamtposphorkonzentration um 50% beinahe eine Verdoppelung der Assimilationsrate erreicht. Bei einer weiteren Steigerung des Phosphorgehalts auf 210% des natürlichen Wertes fiel die mittlere Assimilationsrate wieder wesentlich kleiner aus und übertraf den Kontrollwert nur noch um 27%. Diese Erscheinung kann nur damit erklärt werden, dass mit der künstlichen Erhöhung der Phosphorkonzentration in der NTZ₃₀ die für die damaligen Verhältnisse optimale Konzentration dieses Nährstoffs bereits überschritten war.

Im Mai zeigte die Phosphatdüngung maximale Wirkung, obwohl die natürliche Gesamtposphorkonzentration, bedingt durch eine verstärkte Phosphorzufuhr zur trophogenen Schicht, wesentlich höher lag als im Dezember und März. Das zeigt, dass weder Konzentrationsmessungen noch die Ermittlung der Nährstoffzufuhr über die begrenzende Wirkung eines Nährstoffs etwas aussagen.

Die Versuche vom Juli/August 1966 und Juli 1967 ergaben beinahe dasselbe Resultat, nämlich einen angenähert linearen Zusammenhang zwischen der relativen Erhöhung der Gesamtposphorkonzentration und derjenigen der Kohlenstoffassimilation. Das Verhältnis $\Delta C : \Delta P$ fiel jedoch wesentlich kleiner aus als im Mai. Dies mag, von der andern qualitativen Zusammensetzung des Planktons abgesehen, auch damit zusammenhängen, dass zu dieser Zeit bereits auch andere Nährstoffe so weit aufgezehrt sind, dass die Differenz zwischen den mit und ohne Phosphordüngung erreichbaren Erträgen kleiner geworden ist als im Frühjahr.

Das Resultat des Düngerversuchs im Oktober deckt sich im wesentlichen mit demjenigen vom März. Eine Erhöhung der Gesamtposphorkonzentration um 54% bewirkte eine Steigerung der Photosyntheserate um 144%. Wurde die Phosphorkonzentration noch bis auf den 2,5fachen Wert der Kontrolle erhöht, so nahm die Primärproduktion wieder merklich ab.

Dass eine Verdoppelung des Phosphorgehalts eine Steigerung der Assimilationsraten um mehr als 100% bewirken kann, steht, so formuliert, im Widerspruch zum Gesetz von MITSCHERLICH [3], nach welchem eine Verdoppelung der Nährstoffkonzentration höchstens eine Verdoppelung des Ertrags bewirken kann. Dieser angenähert lineare Zusammenhang besteht zudem nur bei den sehr niedrigen Konzentrationen des untersten suboptimalen Bereichs. Die Diskrepanz zwischen unsern Beobachtungen und dem Mitscherlichschen Gesetz ist zur Hauptsache damit zu erklären, dass in natürlichem Seewasser derjenige Teil des Gesamtphosphors, der momentan photosynthetisch wirksam ist, durch die Düngung mit leicht «assimilierbarem» Phosphat um ein vielfaches stärker vermehrt wird als die Gesamtposphorkonzentration. Obwohl daher die Gesamtposphorkonzentration für physiologische Erwägungen wenig Aussagekraft hat, bleibt sie, da sich zugeführtes Phosphat durch rasche Inkorporation im Phytoplankton der chemischen Analyse entzieht, für den Limnologen doch eine brauchbare Grösse, die ihn zuverlässig über die Phosphorversorgung eines Gewässers orientiert.

Quantitativ können die im Experiment gewonnenen Resultate nicht auf die natürlichen Verhältnisse im See übertragen werden. Immerhin kann daraus aber allgemein gefolgert werden, dass während der wichtigsten Vegetationszeit die Wirkung aller andern Faktoren genügt, um bei gesteigerter Phosphatzufuhr eine erhöhte Produktion zu ermöglichen. Der oft angenähert lineare Zusammenhang zwischen der Änderung der Phosphatkonzentration und der Änderung des Ertrags im Experiment deutet darauf hin, dass die natürliche Phosphorkonzentration für das Phytoplankton im gesamten gesehen stark suboptimal ist. Daraus folgt, dass das untersuchte Gewässer auf eine Veränderung im Phosphorhaushalt äusserst empfindlich reagieren würde. Wenn daher durch Sanierungsmassnahmen die laufende Phosphorzufuhr wirksam verringert werden könnte, so müsste sich das zwangsläufig in einer wesentlich niedrigeren Primärproduktion auswirken. Dass sich nach dem Fernhalten von Abwässern im See tatsächlich rasch Erfolge dieser Sanierungsmassnahme einstellen können, wurde von LIEPOLT [77] am Beispiel des Zellersees gezeigt.

6. Schlussfolgerungen

Monatliche Erhebungen und direkte Messungen der Sedimentationsraten haben gezeigt, dass im untersuchten Gewässer der trophogenen Schicht auch während der Stagnationsperiode dauernd Phosphorverbindungen zugeführt werden (s. S. 22 ff.).

Aus direkten Messungen der Primärproduktion im See geht hervor, dass die wichtigste Vegetationszeit mit der Sommerstagnation zusammenfällt.

Es wurde experimentell nachgewiesen, dass vom Frühling bis zum Herbst ein sehr enger Zusammenhang zwischen der Primärproduktion und der Gesamtposphorkonzentration besteht (Abb. 17).

Die Gesamtposphorkonzentration der trophogenen Schicht ist während der Stagnationsperiode ihrerseits abhängig von der Basisphosphorkonzentration des Gewässers während der Frühjahrszirkulation, von den täglichen Sedimentationsverlusten und der täglichen Phosphorzufuhr. Es ist daher zu erwarten, dass in jenen Fällen, in welchen eine begrenzende Wirkung des Phosphors nachgewiesen ist und in welchen die tägliche Phosphorzufuhr zur trophogenen Schicht durch technische Sanierungsmassnahmen (Ringleitung oder Phosphorelimination in der dritten Reinigungsstufe) entscheidend gedrosselt werden kann, die Primärproduktion als Sofortwirkung zumindest in der zweiten Hälfte der Stagnationsperiode kleiner werden muss, vorausgesetzt, dass sich die qualitative Zusammensetzung des Phytoplanktons nicht entscheidend verändert. Wie rasch eine Verdünnung der eingeleiteten Nährstoffe gegen die Seemitte hin erfolgt und dadurch diese sofortige Wirkung örtlich begrenzt wird, kann im Moment allerdings nicht beurteilt werden.

Wie rasch und wie weit sich die getroffenen Sanierungsmassnahmen auch auf die Basisphosphorkonzentration auswirken, hängt wesentlich davon ab, wie schnell sich das Wasser eines Sees erneuert, wie stark und wie lange er thermisch geschichtet ist und wie gross die unkontrollierbare Restbelastung (im Vergleich zum jährlichen Verlust durch Abfluss und irreversible Fixierung im Sediment) bleibt. Da diese Fixierung bei sonst gleichen Bedingungen unter aeroben Verhältnissen wesentlich grösser ist, als unter Anaerobiose [79] sind die Erfolgsaussichten für die Sanierungsmassnahmen um so grösser, je früher sie getroffen werden. Vom limnologischen Standpunkt aus muss aber ein Fernhalten von Phosphaten von stehenden Gewässern auch dann gefordert werden, wenn sich trotz aller technisch möglichen Sanierungsmassnahmen nur ein Teil der Zufuhr erfassen und damit nur die Akkumulierungsgeschwindigkeit der Basisphosphorkonzentration verringern lässt. Dadurch würde die seit Jahren beobachtete zunehmende Eutrophierung zwar nicht rückgängig gemacht, könnte aber in ihrer Entwicklung doch gestoppt oder zumindest verlangsamt werden.

7. Zusammenfassung

Die Horwer Bucht, ein Becken des Vierwaldstättersees, wurde während 2 Jahren untersucht. Durch die chemische Analyse wurden die folgenden Komponenten erfasst: Sauerstoff, Nitrat-Stickstoff, Phosphat-Phosphor (PO_4), gelöste «organische» Phosphorverbindungen (GOP) und partikuläre Phosphorverbindungen (PP) sowie SBV und pH-Wert. Die wichtigsten Formen des Phytoplanktons wurden im umgekehrten Mikroskop ausgezählt und die Primärproduktion während eines Jahres

monatlich mit der C^{14} -Methode in situ bestimmt. Gleichzeitig wurde die Temperatur und die subaquatische Veränderung des Lichtes gemessen.

Aufgrund der Nährstoffkonzentration während der Vollzirkulation (15–20 μg Gesamt-P/l und rund 350 $\text{mg NO}_3\text{-N/l}$) sowie aufgrund der vertikalen Verteilung der Sauerstoffkonzentrationen während der Sommerstagnation handelt es sich um ein mesotrophes Gewässer. Das Auftreten von deutlichen Produktionsmaxima in der vertikalen Verteilung der planktischen Primärproduktion sowie die Tatsache, dass *Oscillatoria rubescens* und *Tabellaria fenestrata* während des ganzen Jahres die wichtigsten Vertreter des Phytoplanktons waren, deuten ebenfalls auf einen fortgeschrittenen Eutrophierungszustand hin.

Direkte Messungen haben ergeben, dass täglich rund 2% des PP der trophogenen Schicht durch Sedimentation verlorengehen. Da sich diese Sedimentationsverluste aber nicht in einer ihnen entsprechenden Abnahme der Gesamtposphorkonzentration bemerkbar machen, muss angenommen werden, dass der trophogenen Schicht auch während der Stagnationsperiode ständig Phosphor zugeführt wird. Als mögliche Quellen werden das Hypolimnion und das pelagische Sediment, das Sediment und die Flora der Litoralzone sowie die tägliche Abwasserzufuhr diskutiert. Es zeigte sich, dass im Falle der Horwer Bucht das Abwasser wahrscheinlich als wesentlichste Phosphorquelle zu betrachten ist. Aufgrund der Kohlenstoffassimilationsraten wird versucht, die täglich umgesetzte Menge Phosphor abzuschätzen. Es zeigt sich, dass die tägliche Zufuhr etwa 30% der täglich umgesetzten Menge ausmacht.

In speziell konstruierten Plastikbehältern von etwa 1400 l Kulturvolumen (Abb. 10) wurde die Wirkung von Phosphatdüngungen auf das Phytoplankton in situ geprüft. Das Phosphat wurde in Form von $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ (Merck) zum Seewasser zugegeben. Die natürliche Gesamtposphorkonzentration wurde dadurch, von einem Extremfall abgesehen, höchstens verdreifacht. Die zeitliche Veränderung der Konzentrationen der drei Phosphorkomponenten PO_4 , GOP und PP wurde verfolgt (Abb. 11–16), die Primärproduktion unter konstanten Bedingungen im Rotationslichtthermostaten gemessen (Tab. 16, 18, 20, 22, 24, 26) und Veränderungen im Bestand des Phytoplanktons durch Auszählen von Stichproben im umgekehrten Mikroskop festgehalten (Tab. 17, 19, 21, 23, 25, 27, 28).

Das zugesetzte Phosphat (PO_4) wurde vom Frühjahr bis zum Herbst rasch in partikulären Phosphor (PP) übergeführt. Im Winter konnte dieser Vorgang nicht beobachtet werden. Die Sedimentationsraten von PP waren in der Regel um so grösser, je rascher das zugesetzte Phosphat aufgenommen wurde und je höher bei Versuchsbeginn die Anfangskonzentration war. Vom März bis zum Oktober konnte die planktische Primärproduktion durch die Phosphatdüngung eindeutig gesteigert werden (Tab. 16, 18, 22, 24, 26; Abb. 17).

Die verschiedenen Algenspezies reagierten auf die Phosphatdüngung unterschiedlich. Es zeigte sich, dass eine Steigerung der Phosphatkonzentration genügte, um das Wachstum der Chlorophyceen und Diatomeen zu stimulieren. Die Chrysophyceen (*Dinobryon* spp.) wurden durch die Phosphatzugabe in der Zellteilung gehemmt, und *Oscillatoria rubescens* reagierte auf die Phosphatdüngung verglichen mit den Grünalgen kaum (Tab. 28).

Aus diesen Beobachtungen wird abgeleitet, dass eine Unterbindung der Phosphorzufuhr zur trophogenen Schicht sich während der Stagnationsperiode, gleichbleibende

Biozönose vorausgesetzt, rasch in einer kleiner werdenden Primärproduktion bemerkbar machen muss. Ob und wie weit sich durch Sanierungsmassnahmen auch die Basisphosphorkonzentration verringern lässt, hängt von verschiedenen Faktoren, darunter wesentlich von den hypolimnischen Sauerstoffverhältnissen ab. Die Erfolgsaussichten sind deshalb um so grösser, je rascher die Sanierungsmassnahmen getroffen werden.

SUMMARY

The Horw Bay (Lake of Lucerne) was investigated over a period of two years. The following components were investigated: oxygen, nitrate-nitrogen, phosphate-phosphorus (PO_4), dissolved 'organic' phosphorus compounds (DOP) and particular phosphorus compounds (PP); moreover, alkalinity and pH-value were determined. The main forms of phytoplankton were counted by means of an inverted microscope and the primary production was determined monthly over a period of one year (C-14 method). At the same time, the temperature and subsurface light conditions were measured.

Considering the nutrient concentration during circulation (15–20 μg total-P/l and approximately 350 mg $\text{NO}_3\text{-N/l}$) and the vertical distribution of oxygen concentrations during summer stagnation, this portion of the lake may be characterized as mesotrophic. The distinct production maxima in the vertical distribution of primary planktic production, as well as the fact that, throughout the year, *Oscillatoria rubescens* and *Tabellaria fenestrata* were the main constituents of the phytoplankton, also indicate that this portion of the lake is in an advanced state of eutrophication.

Direct measurements have shown that approximately 2% PP from the trophogenic layer are lost daily by sedimentation. However since these sedimentation losses are not followed by a corresponding decrease of the total phosphorus concentration, it must be supposed that the trophogenic layer receives constant supplies of phosphorus even during the stagnation period.

The possible sources of phosphorus could be the hypolimnion and the pelagic sediment, the sediment and the flora of the littoral zone, as well as the daily introduction of sewage. In the case of the Horw Bay, sewage is probably the chief supplier of phosphorus.

The rates of carbon assimilation were taken as a basis for evaluating the amount of phosphorus which is transformed daily. The daily supply amounts to about 30% of the quantity which is transformed per day.

The fertilizing influence of phosphates on the phytoplankton was tested in situ in especially constructed plastic containers with a capacity of about 1400 litres of culture (Fig. 10). Phosphate ($\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ p.a. Merck) was added to the lake water in an amount such that natural total phosphorus concentration was, at most, tripled, except for one extreme case. Observations were made on the temporal modifications of the concentrations of the three phosphorus components PO_4 , DOP and PP (Fig. 11–16). The primary production under constant conditions was measured in the rotational light thermostat (Tables 16, 18, 20, 22, 24, 26). To monitor the phytoplankton composition, samples were examined and counted by means of an inverted microscope (Tables 17, 19, 21, 23, 25, 27, 28).

From spring to autumn, the phosphate (PO_4) added to the containers was rapidly transformed into particular phosphorus (PP). This change, however, was not observed in winter. Generally, the more rapid the phosphate uptake and the higher the initial concentration at the beginning of the experiment, the higher the sedimentation rates of PP.

The results of this investigation show that from March to October, the planktic primary production could clearly be increased by phosphate fertilization (Tables 16, 18, 22, 24, 26, and Fig. 17).

The various species of algae, however, reacted differently to the phosphate fertilization. An increase of the phosphate concentration was sufficient to stimulate the growth of *Chlorophyceae* and *Diatomeae*. In contrast, the cell proliferation of *Chrysophyceae* (*Dinobryon* spp.) was retarded by the phosphate fertilization. As compared with green algae, *Oscillatoria rubescens* hardly reacted to the phosphate fertilization (Table 28).

The following deductions may be drawn from the above observations: During the stagnation period, any decrease of the phosphorus supply to the trophogenic layer must result in a rapid decrease of the primary production, provided there is no change in the biocenose. The question as to whether and to what extent it would also be possible to reduce the residual phosphorus concentration by applying meliorational measures depends on several factors and especially on the hypolimnic oxygen conditions. The sooner the remedial measures are taken, the greater will be the chances of success.

LITERATURVERZEICHNIS

- [1] E. A. THOMAS, Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol. 10, 489–495 (1949).
- [2] H. ZÜLLIG, Schweiz. Z. Hydrol. 18, 5–143 (1956).
- [3] L. MITSCHERLICH, Schr. königsb. gelehrt. Ges. naturw. Kl. 3, 1–29 (1927).
- [4] J. VERDUIN, Science 115, 23 (1952).
- [5] D. SCHWARZ, *Der Einfluss von Wirkstoffen auf das Wachstum und die Vermehrung von Algen*, Veröffentlichungen der Hydrologischen Forschungsabteilung der Dortmunder Stadtwerke AG, Nr. 8, 206 S. (1965).
- [6] F. E. FRITSCH, P. K. DE, Nature 142, 878 (1938).
- [7] V. A. DUGDALE, R. C. DUGDALE, Limnol. Oceanogr. 10, 53–57 (1965).
- [8] W. EINSELE, Z. Fisch. 39, 407–488 (1941).
- [9] G. E. HUTCHINSON, Ecol. Monogr. 11, 23–60 (1941).
- [10] C. N. SAWYER, Sewage ind. Wastes Engng. 24, 768–776 (1952).
- [11] E. A. THOMAS, Schweiz. Ver. von Gas- und Wasserfachmännern, Mbul. 33, Nr. 2 und 3, 1–15 (1953).
- [12] H. AMBÜHL, Schweiz. Z. Hydrol. 26, 569–594 (1964).
- [13] J. W. G. LUND, Biol. Rev. 40, 231–293 (1965).
- [14] F. J. MACKERETH, J. exp. Bot. 4, 296–313 (1953).
- [15] F. GESSNER, *Hydrobotanik II*, S. 540 (VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin 1959).
- [16] R. KLIFFMÜLLER, Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr. 47, 118–122 (1962).
- [17] J. GRIM, GWF 108, 1261–1271 (1967).
- [18] G. BRINGMANN, R. KÜHN, Gesundheitsingenieur 84 (12), 364–365 (1963).
- [19] O. M. SKULBERG, *Advances in Water Pollution Research*, Proc. 3rd Int. Conf. Wat. Pollut. Res. Munich 1, 113–129 (1966).
- [20] C. R. GOLDMAN, Science 132, 1016–1017 (1960).
- [21] J. H. RYTHER, R. R. L. GUILLARD, Deep Sea Res. 6 (1), 65–69 (1959).
- [22] D. W. MENZEL, J. H. RYTHER, Deep Sea Res. 7 (4), 276–281 (1961).
- [23] C. R. GOLDMAN, Limnol. Oceanogr. 7, 99–101 (1962).
- [24] J. D. H. STRICKLAND, Limnol. Oceanogr. 8, 166–183 (1963).
- [25] J. D. H. STRICKLAND, Limnol. Oceanogr. 6, 93–96 (1961).
- [26] L. W. WINKLER, Chem. Ber. 21, 2843–2855 (1888).
- [27] H. UTERMÖHL, Int. Verein. theor. und angew. Limnol. Mitt. Nr. 9, 38 S. (1958).
- [28] H. AMBÜHL, Schweiz. Z. Hydrol. 22, 23–39 (1960).
- [29] H. W. HARVEY, W. RODHE, *The Chemistry and Fertility of Sea Waters* (Cambridge University Press, London 1955).
- [30] W. OHLE, Z. anorg. Chem. 49, 206 (1936).
- [31] H. AMBÜHL, M. SCHMID, Schweiz. Z. Hydrol. 27, 172–183 (1965).
- [32] M. SCHMID, H. AMBÜHL, Schweiz. Z. Hydrol. 27, 184–192 (1965).
- [33] R. MÜLLER, O. WIDEMANN, Jahrbuch v. Wasser, 22 247–271 (1955).
- [34] Deutsche Einheitsverfahren zur Wasseruntersuchung, 3. Aufl. (1960).
- [35] E. STEEMAN-NIELSEN, J. Cons. 18, 117–140 (1952).
- [36] J. SCHWÖRBEL, *Methoden der Hydrobiologie*, S. 207 (Francksche Verlagshandlung, W. Keller & Co., Stuttgart 1966).
- [37] A. THIENEMANN, *Der Sauerstoff im eutrophen und oligotrophen See*, Die Binnengewässer 4 (Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart 1928).
- [38] H. SCHMASSMANN, Schweiz. Z. Hydrol. 18, 144–155 (1956).

- [39] B. ÅBERG, W. RODHE, *Über die Milieufaktoren in einigen südschwedischen Seen*, Symb. bot. upsal. 5 (3) (1942).
- [40] R. VOLLENWEIDER, *Die wissenschaftlichen Grundlagen der Seen- und Fließgewässereutrophierung, unter besonderer Berücksichtigung des Phosphors und des Stickstoffs als Eutrophierungsfaktoren* (Manuskript).
- [41] F. H. RIGLER, Verh. int. Verein. theor. angew. Limnol. 16, 465–470 (1966).
- [42] J. D. H. STRICKLAND, T. R. PARSONS, Bull. Fish. Res. Bd. Can. 125, 1–185 (1960).
- [43] F. H. RIGLER, Limnol. Oceanogr. 9, 511–518 (1964).
- [44] S. P. CHU, J. mar. biol. Ass. 26, 285–295 (1946).
- [45] W. RODHE, Symb. bot. upsal. 10 (1) (1948).
- [46] L. PROVASOLI, A. Rev. Microbiol. 12, 279–308 (1958).
- [47] R. A. GALLOWAY, R. W. KRAUSS, *Microalgae and Photosynthetic Bacteria* (Japanese society of plant physiologists, The Univ. of Tokyo Press 1963).
- [48] J. OVERBECK, Arch. Hydrobiol. 58, 281–308 (1962).
- [49] C. FORSBERG, D. JINNEROT, L. DAVIDSSON, Vatten 23 (1) 2–16 (1967).
- [50] J. OVERBECK, Arch. Hydrobiol. 58, 162–209 (1962).
- [51] W. D. WATT, F. R. HAYES, Limnol. Oceanogr. 8, 276–285 (1963).
- [52] J. P. BARLOW, Limnol. Oceanogr. 10 Suppl. R15–R24 (1965).
- [53] R. E. JOHANNES, Sience 146, 923–924 (1964).
- [54] R. E. JOHANNES, Limnol. Oceanogr. 10, 434–442 (1965).
- [55] L. R. POMEROY, H. M. MATHEWS, H. S. MIN, Limnol. Oceanogr. 8, 50–55 (1963).
- [56] F. H. RIGLER, Limnol. Oceanogr. 6, 165–174 (1961).
- [57] F. H. RIGLER, Can. Fish Cult. 32, 3–9 (1964).
- [58] E. A. THOMAS, Schweiz. Ver. von Gas- und Wasserfachmännern, Mbul. 41, Nr. 3, 4, 3–16 (1961).
- [59] K. WUHRMANN, Föderation Europäischer Gewässerschutz (FEG), Informationsblatt Nr. 14, 67–73 (1967).
- [60] H. AMBÜHL, GWF 107, 357–363 (1966).
- [61] P. JAVORNICKY, Sci. Pap. Inst. chem. Techn., Prague, Fac. Techn. Fuel and Water 2, 283–367 (1958).
- [62] H. LOHMANN, Wiss. Meeresunters. 10, 181 (1908).
- [63] A. C. REDFIELD, B. H. KETCHUM, F. A. RICHARDS *The Sea 2* (Wiley and Sons, New York-London 1963).
- [64] H. L. GOLTERMANN, Acta bot. neerl. 9, 1–58 (1960).
- [65] W. RODHE, Memorie Ist. ital. Idrobiol. 18 Suppl. 365–381 (1965).
- [66] U. ZIMMERMANN (Dissertation ETH, noch in Arbeit).
- [67] A. NAUWERCK, Symb. bot. upsal. 17 (5), 1–163 (1963).
- [68] B. H. KETCHUM, Am. J. Bot. 26, 399–407 (1939).
- [69] V. D. RAMAMURTHY, S. KRISHNAMURTHY, Proc. Indian Acad. Sci. [B] 65, 43–48 (1967).
- [70] I. FINDENEGG, Föderation Europäischer Gewässerschutz (FEG), Informationsblatt Nr. 14, 11–17 (1967).
- [71] R. STAUB, Schweiz. Z. Hydrol. 23, 82–198 (1961).
- [72] G. C. GERLOFF, F. SKOOG, Ecology 35, 348–353 (1954).
- [73] M. PAVONI, Schweiz. Z. Hydrol. 25, 219–336 (1963).
- [74] M. PAVONI (in Vorbereitung).
- [75] R. A. VOLLENWEIDER, Schweiz. Z. Hydrol. 12, 193–262 (1950).
- [76] E. M. STANGE-BURSCHE, Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr. 49, 361–374 (1964).
- [77] R. LIEPOLT, Föderation Europäischer Gewässerschutz (FEG), Informationsblatt Nr. 14, 59–62 (1967).
- [78] J. OVERBECK, Ber. dt. bot. Ges. 76, 276–286 (1963).
- [79] E. A. THOMAS, Memorie Ist. ital. Idrobiol. 8 Suppl. 357–465 (1955).