Produktion und Destruktion in der trophogenen Schicht

Untersuchungen ökologischer Parameter im polytrophen Rotsee und in der mesotrophen Horwer Bucht (Vierwaldstättersee)¹⁾

VON ERNST SCHEGG, EAWAG, Dübendorf

INHALTSVERZEICHNIS

1. Einleitung und Problemstellung	427
2. Die untersuchten Seen	427
3. Methodik	
3.1 <i>Physikalische Bestimmungsmethoden</i>	429
3.2 <i>Chemische Analysenmethoden</i>	429
3.3 <i>Biologische Untersuchungsmethoden</i>	430
3.31 Qualitative und quantitative Untersuchungen des Phytoplanktons	430
3.32 Messung der Primärproduktion	430
3.33 Bakterien	431
3.331 Plattenmethode	431
3.332 Membranfiltermethode	432
3.333 Auszählung spezieller Arten	432
3.4 <i>Datenanalyse</i>	432
3.41 Berechnung der Korrelationskoeffizienten	433
3.42 Berechnung des Quadratmeterwertes	433
4. Die Produktion	
4.1 <i>Begriffsbestimmung und Abgrenzung der trophogenen Schicht</i>	434
4.2 <i>Produktionsbestimmende Faktoren</i>	434
4.21 <i>Physikalische Grundlagen</i>	434
4.211 Meteorologische Daten	434
4.212 Temperatur	436
4.213 Lichtverhältnisse	440
4.22 <i>Nährstoffe</i>	442
4.221 Phosphat	442
4.222 Stickstoffkomponenten	444
4.223 Eisen	448
4.224 Gesamtsalzgehalt	449

¹⁾ Key words: freshwater bacteria, primary productivity, bacterial mineralisation, trophogenic and tropholytic layer, intrabiocenotic turnover.

4.3	<i>Produktionsmessungen</i>	449
4.31	Phytoplankton im Rotsee	449
4.311	Cyanophyta	450
4.312	Chlorophyceae	450
4.313	Konjugatae	454
4.314	Chrysophyceae	456
4.315	Diatomeae	456
4.316	Cryptophyceae	457
4.317	Peridineae	459
4.318	Die Phytoplanktonbiomasse	460
4.319	Die Populationssequenz des Phytoplanktons	460
4.3110	K-Analyse bezüglich Biomasse	462
4.3111	Partikuläre Komponenten	464
4.32	Phytoplankton im Vierwaldstättersee	467
4.33	Primärproduktionsmessung	468
4.331	Tagesrhythmik	468
4.332	Die Primärproduktion im Rotsee	472
4.333	Die Primärproduktion im Vierwaldstättersee	474
5.	Produktion in Beziehung zur Destruktion	
5.1	<i>Exkretion und Autolyse des Phytoplanktons</i>	475
5.2	<i>Morphologie der Bakterien des freien Wassers</i>	478
5.21	Planktische Bakterien	478
5.22	Aufwuchsformen	482
5.23	Zoogloen	482
5.24	Spezielle Formen aus dem Rotsee	483
5.3	<i>Vertikale und jahreszeitliche Verteilung der Bakterien</i>	490
5.31	Rotsee	491
5.32	Vierwaldstättersee	494
5.4	<i>Bakterienzahlen und Primärproduktion</i>	497
5.5	<i>Bakterienzahlen und Trophiegrad</i>	499
5.6	<i>Der «kurzgeschlossene Kreislauf»</i>	501
5.61	Sauerstoff	501
5.62	Stickstoff und Phosphor	504
5.7	<i>Sedimentation, Destruktion und Primärproduktion</i>	507
6.	Experimentelle Untersuchungen	
6.1	<i>Experiment I</i>	507
6.11	Methodik	508
6.12	Resultate und Interpretation	509
6.13	Schlussfolgerungen	511
6.2	<i>Experiment II</i>	511
6.21	Methodik	511
6.22	Resultate und Interpretationen	513
6.23	Schlussfolgerungen	515
7.	Zusammenfassende Diskussion	
7.1	<i>Die trophogene Schicht</i>	516
7.2	<i>Modell kausaler Verknüpfungen im «kurzgeschlossenen Kreislauf»</i>	517
	Literaturverzeichnis	522
	Appendix	
1.	<i>In der Arbeit verwendete Abkürzungen</i>	526
2.	<i>Programme</i>	527
3.	<i>Eingabedaten</i>	528
	Verdankungen	532

1. Einleitung und Problemstellung

Ein Organismus wird sich dann in einem Habitat (Lebensraum) entwickeln, wenn dieses seinen Bedürfnissen entspricht, d.h. wenn eine verwertbare Energiequelle und Nährstoffe vorhanden sind.

Allein der Mensch gehorcht diesem Gesetz nicht. Er verfügt über rasch anwachsende Möglichkeiten, Energie nach seinen Bedürfnissen und an beliebigen Orten einzusetzen.

Weil die nichtmenschliche Lebewelt diese Möglichkeit nicht besitzt, wird sie infolge ihrer Passivität durch alle Änderungen des Energieflusses betroffen. Damit man Veränderungen, die ungewollt oder fahrlässig gesetzt wurden, wieder rückgängig machen kann, muss das Ökosystem analysiert werden. Voraussetzung für ein gezieltes Einwirken ist die Kenntnis der qualitativen und quantitativen Wechselwirkungen. Kenntnisse kann man aber nicht nur aus praktischen Sanierungsmassnahmen erhalten, sondern die Voraussetzung dafür ist eine umfassende ökologisch-physiologische und experimentell ausgerichtete Forschung. Nur auf diese Weise lassen sich Maßstäbe finden und setzen.

Beim Vorhandensein einer verwertbaren Energiequelle beginnt der Energiefluss, der den ganzen Stoffhaushalt bestimmt. Ein Teil des Energieflusses passiert Organismen; dieser in Organismen fixierte und umgesetzte Energieanteil kann, wie OHLE [46] dies vorgeschlagen hat, als Bioaktivität des Gewässers bezeichnet werden. In diesem komplexen System treten mannigfaltige Wechselwirkungen auf. Es stehen sich dabei einerseits lebende Organismen, andererseits das Milieu gegenüber.

Die Beurteilung dieser Zusammenhänge soll durch eine grosse Zahl verschiedener Parameter, die in die Untersuchungen einbezogen werden, abgesichert sein.

Die vorliegende Arbeit will einen Beitrag zur Kenntnis dieser Wechselwirkung bieten und im speziellen die kausalen Verknüpfungen zwischen der Produktion und Destruktion aufzeigen. Sie trägt der Forderung einer Vielzahl festgestellter Parameter in weitgehendem Masse Rechnung.

Das gesteckte Ziel wurde von zwei Seiten her angegangen, nämlich erstens von der ökologischen Seite, durch Untersuchungen im natürlichen Biotop, insbesondere die Bestimmung des Jahresverlaufes der Planktonbiozönose in ihren Wechselwirkungen zum umgebenden Wasser in zwei Seen verschiedenen Trophiegrades, und

zweitens von der experimentellen Seite durch Beantwortung von Fragen der Beziehungen zwischen Bakterien und Phytoplankton, die nur unter standardisierten Bedingungen untersucht werden konnten.

2. Die untersuchten Seen

Tab. 1. Orographie:

See	Länge	Breite	Fläche	Max. Tiefe	Mittl. Tiefe
Rotsee	2,4 km	0,4 km	0,48 km ²	16 m	9 m
Vierwaldstättersee, Seeteil Horwer Bucht	1,5 km	1 km	1,69 km ²	72 m	42,6 m

Tab. 2. Typisierung.

See	Gewässerzustand	Abwasserbelastung	Literatur
Rotsee	stark eutrophiert	bis 1933 von Stadtteil von Luzern ungereinigt, seither mechanisch gereinigt. Seit Mitte 1969 keine Belastung mehr	DÜGGELI [14] STADELMANN [73]
Horwer Bucht (Vierwaldstättersee)	mesotroph	etwa 9000 Einwohner, ungereinigt	AMBÜHL [4] GÄCHTER [19]

Die geographische Lage der beiden Seen ist aus der Kartenskizze Abb. 1 ersichtlich.

Abb. 1. Geographische Lage der Meßstellen (= M).

3. Methodik

Die beiden Seen wurden in den Jahren 1969/70 monatlich einmal in folgenden Tiefenstufen untersucht:

Tab. 3. Untersuchungsdaten und Tiefenstufen.

	Untersuchungsdaten	Tiefenstufen
Rotsee	1969: 20. 3., 17. 4., 22. 5., 10. 6., 10. 7., 14. 8., 11. 9., 10. 10., 6. 11., 3. 12. 1970: 15. 1., 18. 2., 23. 3.	0, 1, 2,5, 5, 7,5 und 14 m
Vierwaldstättersee	1969: 23. 1., 19. 2., 18. 3., 17. 4., 20. 5., 17. 6., 8. 7., 6. 8., 9. 9., 7. 10., 4. 11., 2. 12. 1970: 6. 1., 24. 2.	0, 2,5, 5, 7,5, 10, 12,5, 15, 25, 45, 60 m

Die obigen Untersuchungsdaten werden im folgenden mit der Monatsbezeichnung abgekürzt. Die Angaben zur Tiefenstufe 0 m beziehen sich auf Messungen in 0,2–0,3 m unter der Oberfläche.

Für den Vierwaldstättersee wurden in dieser Arbeit hauptsächlich die Werte von 0 bis 15 m (trophogene Schicht) verwendet.

Die Meßstellen (M) sind aus Abb. 1 ersichtlich; im Rotsee liegt sie in der Mitte der Fährspur, in der Horwer Bucht ungefähr in der Mitte des Seeteils. Die letztere wurde mittels eines Pentaprismas auf Grund von Hilfspunkten an Land eingemessen.

Die Proben für die chemische Analyse wurden mit einer Friedinger-Schöpfflasche erhoben. Bakteriologische Proben und Wasser für die Produktionsmessung wurden mit einer Sterilschöpfflasche nach SCHEGG [64] gewonnen.

Durch Bildung eines Teams von Untersuchern mit zwar verschiedener Zielsetzung, aber demselben Untersuchungsobjekt konnte der manuelle Aufwand beschränkt werden, während ein Maximum an Informationen gewonnen werden konnte. Unter Anwendung einer einfachen Netzplantechnik (CPM) können solche Teamworks weiter rationalisiert werden.

3.1 *Physikalische Bestimmungsmethoden*

1. Temperatur: Die Temperatur wurde mit dem Oxytester nach AMBÜHL [3] bestimmt.

2. Leitfähigkeit: Die Leitfähigkeit wurde mit demselben Gerät wie die Temperatur gemessen.

3. Messung der Lichtverhältnisse: Nach den Empfehlungen von SAUBERER [61] wurde die Lichtintensität verschiedener Spektralbereiche mit einem Sperrschicht-photometer mit vorgeschalteten Filtern (Fa. Schott und Gen., Mainz, VG 9, BG 12 und RG 2) gemessen.

4. Die Sichttiefe wurde mittels der Secchischeibe ausgelotet.

3.2 *Chemische Analysenmethoden*

1. Sauerstoffgehalt: Der Sauerstoffgehalt wurde nach Winkler, modifiziert nach ALSTERBERG [2] bestimmt.

2. Schwefelwasserstoff: Die quantitative Bestimmung von Schwefelwasserstoff wurde kolorimetrisch mit NN-Dimethyl-p-phenylendiammoniumdichlorid und Eisen(III)-ammoniumsulfat durchgeführt (STRICKLAND-PARSONS [76]).

3. Karbonathärte (SBV): Die Karbonathärte wurde nach der Vorschrift des Schweizerischen Lebensmittelbuches (3. Auflage) bestimmt.

4. Gesamtkohlenstoff (anorganisch): Aus pH-Wert und SBV wurde der Gesamtkohlenstoff nach HARVEY und RODHE [24] berechnet.

5. Stickstoffkomponenten: Nitrat wurde mit der Natriumsalicylat-Methode nach MÜLLER und WIDEMANN [42], Nitrit mit Sulfanilamid und N-(1-Naphtyl)-äthylen-diamin nach STRICKLAND et al. [76] und Ammonium nach SCHMID [68] bestimmt. Der organisch gelöste Kjeldahl-Stickstoff und der partikuläre organische Kjeldahl-Stickstoff wurden nach STADELMANN [73] bestimmt.

6. Phosphorkomponenten: Ortho-Phosphat: Ammoniummolybdat-Zinnchlorid-methode nach Ohle, modifiziert nach SCHMID und AMBÜHL [69]. Aus der Differenz

der Gesamt-P-Konzentration im Rohwasser und derjenigen des Filtrates wurde der partikuläre Phosphor berechnet.

7. Kieselsäure: Kolorimetrische Bestimmung mit Ammoniummolybdat (Deutsche Einheitsverfahren [15]).

8. Bestimmung von Eisen: Die Bestimmung von partikulärem und gelöstem Eisen wurde kolorimetrisch mit der Orthophenanthrolin-Methode durchgeführt (BLOESCH [8]).

Sämtliche gelösten Komponenten wurden im Filtrat, das mittels Filtration bei einer Porenweite von $0,45\ \mu$ (Millipore HA) gewonnen wurde, gemessen.

3.3 Biologische Untersuchungsmethoden

3.31 Qualitative und quantitative Untersuchung des Phytoplanktons

Die Planktonproben des Vierwaldstättersees wurden mit Lugol fixiert, in Rundröhren-Verbundkammern (50 ml) eingefüllt und nach 48 Stunden Absetzzeit im Umdrehmikroskop nach UTERMÖHL [79] ausgezählt. Die Proben aus dem Rotsee wurden infolge der hohen Planktonzellichten in fünffacher Verdünnung angesetzt. Die Biomasse wurde durch Summierung der Einzelzellvolumina berechnet. Diese wurden durch Ausmessen und mit Hilfe von Literaturangaben (PAVONI [53] und NAUWERCK [44]) ermittelt.

3.32 Messung der Primärproduktion

Zur Produktionsmessung wurde die von STEEMANN-NIELSON [75] begründete ^{14}C -Methode angewandt. Die ^{14}C -Ampullen wurden aus einer Natriumbikarbonatlösung hergestellt (bezogen bei Radiochemical Centre, Amersham, England, Code Nr. CFA. 3). Die Herstellungsweise aus der Lösung gewährt mehr Sicherheit, da das ^{14}C nie als $^{14}\text{C}\ \text{O}_2$ vorliegt. Die Ampullenaktivität wurde nach der Bariumbikarbonatmethode (VOLLENWEIDER [81]) bestimmt.

Das mit der Sterilschöpfflasche gewonnene Wasser wurde in sterile Expositionsflaschen (Jena G 20, 125 ml) abgefüllt und mit Hilfe einer sterilen Spritze $5\ \mu\text{C}$ -Bikarbonatlösung dazugegeben. Die Proben wurden während 4 Stunden, zwischen 10 und 14 Uhr, «in situ et loco» exponiert. Dabei hat sich das in Abb. 2 dargestellte Expositionsgestell bewährt. Die Flaschen sind in horizontaler Lage der vollen Belichtung ausgesetzt. Sie werden nach dem Knopflochprinzip in eine Halterung eingeschoben (Abb. 3). Die Montage verlangt daher sehr wenig Zeit, so dass ein «Lichtschock» der Algen (GADMAN et al. [22]) vermieden werden kann. Nach der Expositionszeit wurden die Proben sofort aufgearbeitet. Je 25 ml Probewasser wurden durch einen Filter mit Porenweite $0,22\ \mu$ (Göttinger Membranfiltergesellschaft SM 113 07) mit einem Mikrofiltrationsgerät der Fa. Millipore (Code XX1002500) filtriert. Die Filter wurden mit Rubber Cement in ein Aluminiumschälchen geklebt und während 20 Minuten rauchender Salzsäure ausgesetzt, um das anorganische, adsorbierte ^{14}C auszutreiben.

Die Messung erfolgte mit einem Methandurchflusszähler (Fa. Frieske und Höpfner FH 407). Bei der Berechnung der Produktionsrate wurde der Korrekturfaktor von 1,06 für den Isotopeneffekt verwendet. Der Ausnützungskoeffizient des Zählers war mit etwa 1% klein, wurde aber bei der Berechnung kompensiert, da auch die Ampullenaktivität mit demselben Zähler und derselben Methodik festgestellt wurde.

Abb. 2. Flaschenexpositionsgerüst.

Abb. 3. Halterung: Die Flasche wird durch eine Schwammgummiplatte ins «Knopfloch» gedrückt.

3.33 Bakterien

Die Proben für die bakteriologische Analyse wurden innerhalb 1–2 Stunden verarbeitet. Bei längerer Aufbewahrung der Proben in Flaschen können nach POTTER [56] grosse Verschiebungen in der Keimzahl und in der Artenzusammensetzung auftreten. Die Artenzahl nimmt dabei ab, während die Gesamtzahl stark zunimmt.

3.331 Plattenmethode

Als Medium der Keimzahlbestimmung nach der Kochschen Plattenmethode wurde Trypton-Glukose-Extraktagar (Difco Nr. 521983) verwendet (Beef Extrakt 3 g, Trypton 5 g, Dextrose 1 g, Agar 15 g auf 1000 ml dest. Wasser). Die Proben wurden in sterile Plastik-Petrischalen ausgeplattet. Dabei wurde das Medium in flüssiger Form gegossen und darauf geachtet, dass die Probe erst kurz vor dem Erstarren des Agars mit diesem vermischt wurde. Bei den Proben aus dem Vierwaldstättersee wurden 0,1 ml der Originalprobe ausgeplattet. Die Proben aus dem Rotsee wurden 1:10 verdünnt und ebenfalls 0,1 ml ausgeplattet. Pro Probe wurden fünf Parallelen er-

stellt. Nach einer Bebrütungszeit von 5 Tagen bei 20°C wurden die Kolonien unter der Binokularlupe bei 60facher Vergrößerung ausgezählt.

3.332 Membranfiltermethode

Den Auszählresultaten auf Membranfiltern liegt die Direktzählmethode nach Razumov (aus KUZNEZOV [36]) zugrunde. Die genaue Methodik findet sich bei SCHEGG und RUSCHKE [65]. In einigen Fällen wurde die Methode nach Razumov und Iwanov (aus KUZNEZOV [36]) zur Bestimmung der Generationszeit verwendet.

Vorteile der Membranfiltermethode:

Die direkte mikroskopische Beobachtung und Auszählung ergibt die beste Aussage über die Zahl und die Morphologie des bakteriellen Planktons. Die tatsächlich vorhandene Keimzahl wird damit zweifellos richtiger erfasst als mit dem Plattenverfahren, da dort ein selektiv wirkendes Substrat die Keimzahl bestimmt.

Nachteile der Direktzählmethode:

Es ist oft schwierig, die Keime auf den Filtern von Detrituspartikeln zu unterscheiden, namentlich wenn sie in Kümmerformen vorliegen.

In stark belasteten Gewässern kommen Aufwuchspartikel und Zoogloen vor (JANNASCH [32]), d.h. Bakterienzellanhäufungen, deren Zahl nur geschätzt werden kann.

Nach JANNASCH [31] lassen sich durch Spezialfärbungen mit Acridinorange und fluoreszenzmikroskopischen Untersuchungen tote und lebende Bakterienzellen unterscheiden, indem tote Bakterienzellen rot, lebende Zellen grün erscheinen. DEUFEL [10] kommt aber zum Schluss, dass alle rot fluoreszierenden Bakterien sicher tot sind, aber nicht alle toten Bakterien rot fluoreszieren. Daher wurde auf die Anwendung dieser Methode verzichtet. Nach KUZNEZOV [36] ist der Anteil der toten Bakterien nicht mehr als 10% der vorhandenen. Er konnte diese Grössenordnung auch mittels Messung der Atmungsintensität in durch teilweise Filtration angereicherten Zellsuspensionen von Seewasser nachweisen.

Es ist anzunehmen, dass tote Bakterien sehr rasch autolysieren und dass damit der Anteil lebender Bakterien, die auf den Membranfiltern gezählt werden, die Hauptmasse ausmachen. Trotzdem bleibt der genaue Anteil der toten Bakterien unbekannt.

3.333 Auszählung spezieller Arten

Einzelne Arten aus dem Rotsee, die morphologisch leicht zu erkennen waren, wurden gesondert betrachtet. Insbesondere *Thiopedia rosea*, *Leptothrix pseudovacuolata* und *Chromatium densegranulatum* wurden im Umkehrmikroskop nach Utermöhl ausgezählt.

3.4 Datenanalyse²⁾

Das Registrieren der Resultate und das empirische Aufsuchen der Zusammenhänge wurde erweitert durch eine Auswertung und Interpretation der Resultate mittels Datenverarbeitung. GOLDMANN et al. [23] haben einen Weg gewiesen, wie eine Seeuntersuchung konsequent mit Datenverarbeitung ausgewertet werden kann.

In der vorliegenden Arbeit wurden die linearen Korrelationen zwischen den Parametern berechnet (Programm «Korrela»). Ein weiteres Programm (Programm «Pro-

²⁾ Die Berechnungen wurden an einer IBM CPC 6500 des Rechenzentrums der ETH Zürich durchgeführt.

fil») diente zur Berechnung der Quadratmeterzahlen (= über die Tiefe integrierte Werte unter 1 m² Seeoberfläche).

Im Rotsee und im Vierwaldstättersee wurden in je 5 Tiefenstufen ca. 30 Parameter pro Untersuchung bestimmt. In diesen 5 Tiefenstufen lag eine lückenlose Datenfolge über die beiden Untersuchungsjahre vor. Damit war eine wesentliche Voraussetzung zur Anwendung der Datenverarbeitung erfüllt.

3.41 Berechnung der Korrelationskoeffizienten

Die jeweils verglichenen Wertpaare gelten als zufällige, normal verteilte Veränderliche. Der zugehörige Korrelationskoeffizient wurde nach der Formel

$$r = \frac{S_{xy}}{\sqrt{S_x \cdot S_y}}$$

r = Korrelationskoeffizient
 S_{xy} = Summe $(x-\bar{x})(y-\bar{y})$
 S_x = Summe $(x-\bar{x})^2$
 S_y = Summe $(y-\bar{y})^2$

bestimmt.

Der Korrelationskoeffizient sagt aus, ob ein linearer, mathematischer Zusammenhang zwischen den eingegebenen verglichenen Grössen besteht. GOLDMAN et al. [23] geben einzelne Parameter, namentlich wachstumsbedingte Grössen in logarithmischer Form ein. Darauf wurde bewusst verzichtet, da bei einem See nicht die Kriterien einer Reinkultur angewendet werden können.

Die Signifikanzschranken wurden bei $2\alpha = p \leq 0,1$ gesetzt (Dokumenta Geigy [12]). Der Korrelationskoeffizient r wurde pro See zwischen allen Daten bestimmt, ebenso wurden immer alle Gleichungen der Regressionsgeraden berechnet.

Das im Appendix angeführte Programm «Korrela» leistet folgendes:

1. Herausschreiben sämtlicher eingegebener Daten im Block pro See und Datum.
2. Berechnung aller linearen Korrelationskoeffizienten zwischen den eingegebenen Variablen in je einer Tiefenstufe über die Untersuchungszeit.
3. Angabe, ob der Korrelationskoeffizient signifikant ist, mit einer 10prozentigen Irrtumswahrscheinlichkeit ($p \leq 0,1$).
4. Herausschreiben aller signifikanten Korrelationskoeffizienten im «Kreuzungsdiagramm».
5. Berechnung beider Regressionsgeraden zwischen den jeweiligen beiden Variablen. (Diese wurden in der vorliegenden Arbeit nicht ausgewertet.)

3.42 Berechnung des «Quadratmeterwertes»

Bei verschiedenen Parametern wird der Wert pro m² Seeoberfläche benötigt, wie z.B. für die Primärproduktion. Mit dem Programm «Profil» (Appendix) kann die Fläche unter der Kurve Parameter gegen Tiefe ausgerechnet werden, indem die jeweiligen Trapezinhalte, begrenzt durch die Einzelmessungen des Parameters, summiert wurden.

Das im Anhang angeführte Programm «Profil» leistet folgendes:

Berechnung des Wertes eines Parameters pro m² Seefläche, des Mittelwertes und des Quotienten Mittelwert zum Maximalwert. Dieser Quotient dient der Charakterisierung der Kurvenform; sofern die Kurven nur ein Maximum aufweisen, ist der Quotient direkt eine Aussage über die Schichtungsverhältnisse.

4. Die Produktion

Eine autotrophe und heterotrophe Organismenproduktion kann nur dann stattfinden, wenn die entsprechende Energiequelle und Nährstoffe vorhanden sind. Die Verschlechterung des Gewässerzustandes manifestiert sich vor allem in einem erhöhten Wachstum der planktischen Algen; dies ist aber oft direkt von der Nährstoffkonzentration abhängig. GÄCHTER [19] zeigte experimentell «in situ» für Phosphat, dass nicht nur ein einmaliger Schub von Nährstoffen eine grosse Produktion auslöst, sondern dass der ausschlaggebende Faktor die dauernde Nachlieferung von Nährstoffen ist.

Zur Organismenpopulation gehören nicht nur Produzenten sondern auch Destruenten. Daher ist dieser dauernde Nachschub von Nährstoffen nicht nur externer, sondern zu einem wesentlichen Teil interner Natur. Es ist nun von produktionsbiologischer Seite äusserst wichtig, die Quantität und Qualität dieser internen Belastung, Rezirkulation oder nach OHLE [48] des «kurzgeschlossenen Kreislaufs» zu kennen. Das Verständnis der Gesetzmässigkeiten und Leistungsfähigkeit des «kurzgeschlossenen Kreislaufs» in einem See ist Voraussetzung zur Beurteilung der Produktion.

Bei allen Interpretationen und Wertungen der Ergebnisse steht der Gesichtspunkt der Dynamik im Gewässer im Vordergrund. Der Erweiterung dieser Kenntnisse sollen die nachfolgend beschriebenen Seeuntersuchungen dienen.

4.1 Begriffsbestimmung und Abgrenzung der trophogenen Schicht

«Trophogene Schicht» ist ein produktionsbiologischer Begriff. Nach RUTTNER [60] gliedert sich ein See während der Sommerstagnation in zwei grundverschiedene Räume, in eine trophogene und eine tropholytische Schicht. Der Titel der vorliegenden Arbeit beinhaltet zu dieser strengen Trennung einen gewissen Widerspruch, der aber durch die Befunde dieser Arbeit gerechtfertigt werden wird.

Es ist wohl richtig, von einer trophogenen Schicht zu sprechen, man sollte aber diese vom energetischen Standpunkt aus definieren, zum Beispiel als Schicht, in der die Energiebilanz für die lebenden Zellen positiv ist.

4.2 Produktionsbestimmende Faktoren

4.21 Physikalische Grundlagen

4.211 Meteorologische Daten³⁾

In Abb. 4 und 5 sind die meteorologischen Daten für sämtliche Probenahmetage im Rotsee und im Vierwaldstättersee zusammengestellt. Die Monatsmitteltemperaturen der Luft sind als Stufendiagramme gezeichnet. Integriert man die Wassertemperatur (0–5 m) nach Programm «Profil», erhält man den Wärmeenergieinhalt des Wassers unter 1 m² für die trophogene Schicht. Im Gegensatz zur Monatsmitteltemperatur erhielten wir nie einen negativen Wert, d. h. der Wärmeenergieinhalt der trophogenen Schicht blieb das ganze Jahr positiv.

Vergleicht man die beiden Kurven miteinander, so kann man direkt den Wärmeenergierückhalt des Sees erkennen, indem die Kurven zeitlich gegeneinander verschoben sind.

³⁾ Ein Teil der Daten wurden mir freundlicherweise von der meteorologischen Zentralanstalt in Zürich zur Verfügung gestellt.

Abb. 4. Meteorologische Angaben, Rotsee:

Kreise: Bewölkungsgrad (schwarz = bewölkt, weiss = sonnig), Einzelsäulen: aktuelle Lufttemperatur in °C, Stufendiagramm: mittlere Monatstemperaturen in °C, (—): Energieinhalt in kcal/m² (0–5 m).

Abb. 5. Meteorologische Angaben, Vierwaldstättersee (Erklärungen siehe Abb. 4).

In beiden Seen wurde bis zum August Wärme gespeichert und anschliessend wieder abgegeben. Für den See war die Wärmebilanz nach dem August wieder negativ. Aus den entsprechenden Kurven (kcal/m^2) kann direkt die Anzahl der kcal abgelesen werden, die an der Oberfläche pro m^2 ausgetauscht wurden. Multipliziert man den Energieaustausch durch 1 m^2 mit der Seeoberfläche, erhält man den Energiefluss zwischen Luft und Wasser. Da dies für die aufgezeichnete Kurve nun eine Parallelverschiebung bedeutet, wurde darauf verzichtet. Der maximale Wert des Energieinhaltes betrug im August 1969 im Rotsee unter der gesamten Seeoberfläche etwa $5 \cdot 10^{10}$ kcal, bei Berücksichtigung der Schicht 0–5 m und der Basis 0°C .

4.212 Temperatur

Rotsee: Abb. 6.

Der Rotsee wurde erstmals im März 1969 zu Beginn der Ausbildung der Sommerstagnation untersucht. Eine ausgesprochene Thermokline fand sich im August 1969 von oberflächlich maximal $23,5^\circ\text{C}$ und einem Temperatursprung bei 5 m. Ende November begann die Herbstzirkulation. Dass diese Zirkulation nur einen Teil des Hypolimnions erfasste, ging daraus hervor, dass die Temperatur im Dezember in den tieferen Schichten mit 6 Grad gegenüber 5 Grad höher lag als im Epilimnion. Es handelte sich dabei um eine inverse Schichtung. Dass die Zirkulation die untersten Schichten nicht erreichte, liess sich auch aus den nachfolgend beschriebenen chemischen Analysenwerten und den Werten der Leitorganismen erkennen (siehe *Thiopedia rosea*). Es ist möglich, dass der Salzgehalt des Tiefenwassers diese inverse Schichtung bewirkte. Im Januar kam es zur Ausbildung einer Winterstagnation, die bis Ende Februar andauerte.

Abb. 6. Isothermen des Rotsees ($^\circ\text{C}$) (nach STADELMANN 1971).

Horwer Bucht

Aus der Isoplethendarstellung (Abb. 7) ist der Temperaturverlauf in der Horwer Bucht ersichtlich. Im Januar und Februar herrschte Vollzirkulation bei einer Temperatur von $4,5^{\circ}\text{C}$. Im April begann die Ausbildung einer stabilen epilimnischen Schichtung, die im August ihr Maximum erreichte (maximale Oberflächentemperatur $22,7^{\circ}\text{C}$). Die Temperaturbeeinflussung umfasste die Schichten bis 50 m, darunter war die Temperatur über das ganze Jahr mit etwa 5°C konstant. In unseren Betrachtungen wurden nur die Werte bis 15 m berücksichtigt, da vereinfachend in dieser Tiefe die untere Grenze der trophogenen Schicht angenommen wurde.

Abb. 7. Isothermen der Horwer Bucht ($^{\circ}\text{C}$) (nach STADELMANN 1971).

Stabilität der Schichtung

Es ist von Interesse, ein Mass zu finden, das für die momentane Stabilität der thermischen Schichtung repräsentativ ist. Für eingipflige Kurven bietet sich die Möglichkeit der Bildung eines Quotienten zwischen dem Maximalwert und dem Mittelwert über die Wassersäule an. Ein Quotient von 1,0 bedeutet, dass wir uns in einer Homothermie befinden, ein hoher Quotient bedeutet eine hohe Spitze bezüglich dem Mittelwert und ist das direkte Mass für die Stabilität der vorliegenden Schichtung.

Beim Vergleich zweier verschiedener Seen untereinander ist aber darauf zu achten, dass dieselbe Mächtigkeit der Wassersäule ausgewertet wird, sonst sind die Quotienten nicht vergleichbar.

Diese Quotienten wurden mit dem Programm «Profil» für sämtliche Komponenten durchgerechnet. Für die Temperatur wurden sie in Abb. 8 aufgezeichnet. Es zeigt sich, dass der Quotient, ermittelt aus den Rotseewerten über das ganze Jahr, einen höheren Wert aufweist als derjenige des Vierwaldstättersees. Der Verlauf beider Kurven ist eine Folge der meteorologischen Verhältnisse. Weil die beiden Seen räumlich nahe beieinanderliegen, laufen die Kurven weitgehend parallel.

Im Frühling 1969 kam es nach anfänglichem Anstieg der Schichtungsstabilität zu einem wetterbedingten Zusammenbruch im April. Dies zeigte sich bei beiden Seen, indem der Temperaturstabilitätsquotient stark abfiel. Innerhalb eines Monats baute sich dann eine stabile Schichtung auf, die bis zum September anhielt, und erst im Oktober bis Dezember kam es zur Herbstzirkulation mit Zusammenbruch der Schichtungsstabilität. Deutlich zeigte sich wieder die Winterstagnation, insbesondere die Ausbildung einer starken inversen Schichtung im Rotsee.

Abb. 8. Schichtungsstabilitätskurven, Vierwaldstättersee (—) und Rotsee (----).

Korrelationsanalyse

Die folgende Darstellungsweise (Tab. 4) wird im Verlauf dieser Arbeit immer wieder als Grundschema verwendet werden. Sie soll daher kurz erklärt werden:

In der Mitte der Tabelle befindet sich derjenige Parameter, gegen den die Korrelation aufgestellt wird, und zwar für jede Tiefenstufe gesondert. Nach rechts und links sind die Intervalle der Korrelationskoeffizienten aufgetragen, nach rechts im positiven und nach links im negativen Sinn. Steht z.B. Ammonium im Rechteck 0 m zwischen $-0,7$ und $-0,8$, so heisst das, der Korrelationskoeffizient zwischen Temperatur und Ammonium ist signifikant und hat den Wert $-0,7$ usw. Aus der Anordnung innerhalb der Rechtecke von unten nach oben kann man die zweite Kommastelle in aufsteigendem Sinne abschätzen.

Tab. 4. K-Analyse zum Bezugsparameter Temperatur, Rotsee.

	-0,4	-0,5	-0,6	-0,7	-0,8	-0,9	1	1	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4
0m	GRLOP GRYSO	MF	BIOM PN	ØESP AMMON FLAT			TEMP				PH			
		PRD	SIØ2	ØRYPT PT	PHAT							KONJU		
1m			SIØ2 PN	AMMON ØESP PP KAPPA	PHAT		TEMP					GESE	SAUR	
			BIOM MF	PH ØRYPT KAPPA	ØRYPT						WGS			
2,5m		MF	BIOM	ØRYPT			TEMP				PRH		KONJU	
			PN FLAT SIØ2 PP	PHAT AMMON ØESP ØRYPT							PH			
5m		NITRA PHAT MF	KAPPA FLAT AMMON				TEMP							
			ØESP ØRYPT		SIØ2							ØLORO		
14 m			MF		PRD PRH		TEMP							
			FLAT											

Prinzipiell wurden sämtliche in der Korrelationsanalyse benützten Parameter eingetragen, obwohl man sich bewusst ist, dass ein Teil der Korrelationen sekundär oder vom ökologischen Standpunkt wenig sinnvoll ist. Eine Besprechung jedes einzelnen Parameters ist in diesem Zusammenhang unmöglich, hingegen wird auf wesentliche Korrelationen im einzelnen hingewiesen.

Sämtliche Daten, die zur Korrelationsanalyse verwendet wurden, sind im Appendix zusammengestellt.

Im folgenden Text werden folgende Abkürzungen verwendet:

- K = Korrelation
- KK = Korrelationskoeffizient.

Rotsee (Tab. 4)

Die KK liegen im wesentlichen im negativen Bereich. Es handelt sich dabei um die produktionsbestimmenden und produktionsrepräsentativen Parameter. Einen besonderen Hinweis verdient das mit 0,83–0,84 negativ korrelierte Phosphat. Aus der Gesamtheit dieser Korrelationen kann geschlossen werden, dass die Temperatur, d. h. der Energieinhalt des Sees, in produktionsbiologischer Hinsicht von untergeordneter Bedeutung ist, dass insbesondere Nährstoffe, wie Phosphat und Ammonium, produktionsbestimmend sind. Diese Aussage gilt nicht nur für die Algenpopulation, sondern, wie die verschiedenen negativ korrelierten Bakterienzahlen zeigen, auch für die Bakterienpopulation.

Vierwaldstättersee (Tab. 5)

Im Vierwaldstättersee zeigt das K-Diagramm ein ganz anderes Bild. Wir finden einen sehr hohen KK von über 0,9 zur Primärproduktion in der Schicht maximaler Produktion (2,5 m). Ebenso finden wir positive KK für die den «standing crop» charakterisierenden Koeffizienten wie PP und PN. Die Bakterienzahlen, sowohl Plat-

Tab. 5. K-Analyse zum Bezugsparameter Temperatur, Vierwaldstättersee.

	-0,4	-0,5	-0,6	-0,7	-0,8	-0,9	1	1	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4
0m		PHAT SBV			STO ₂ NITRA		TEMP		PRH		PRD	PFE NITRI PP	GELOP	
2,5m		PHAT		VG	BG	NITRA STO ₂	TEMP		PH	PLAT PH		GELOP PP	GELOP	
5m			GESE		BG	STO ₂	TEMP		PRH MF	PRD	PLAT PN	SAUER	SAUER	
10m		SBV		PHAT VG	BG	NITRA GESE	TEMP		PH		NITRI PFE	PP PRD	SAUER	GELOP
15m	PRH	RG	PHAT PP	GESE VG	STO ₂ SAUER	GESE	TEMP					NITRI		

ten- als auch Membranfilterzahlen, sind mit der Temperatur positiv korreliert. Interessant ist, dass die Nährstoffe Phosphat und Nitrat negativ mit der Temperatur korrelieren. Dies ist ein Ausdruck dafür, dass bei steigendem «standing crop» und Produktion die Nährstoffe Phosphat und Nitrat gezehrt werden.

Weitere Beziehungen werden bei anderen Bezugsparametern klarer hervortreten.

Schlussfolgerungen aus der K-Analyse

Beim Rotsee handelt es sich um ein hochproduktives Gewässer, dessen Produktivität nicht in erster Linie temperaturabhängig ist. Wir finden diese Aussage bestätigt in den entsprechenden nachfolgend beschriebenen Produktionszahlen.

Die maximale Produktion des Vierwaldstättersees fällt mit der sommerlichen Erwärmung zusammen; sie ist in grossem Masse temperaturabhängig.

4.213 Lichtverhältnisse

Bei der Beurteilung der Produktion müssen die Lichtverhältnisse als energetische Grundlage der photoautotrophen Produktion berücksichtigt werden.

Messungen mit einer Selen-Photozelle ergeben nur relative Werte bezüglich der als 100% angenommenen Oberflächenintensität.

In den beiden untersuchten Seen dringt die grüne Komponente (VG 9) am tiefsten ein. Abb. 9 und 10 illustrieren die Eindringungstiefen des grünen Lichtes für 1% und 20% der Oberflächenintensität. RODHE [59] definiert die Mächtigkeit der produktiven Schicht mit der 1%-Eindringungstiefe des grünen Lichtes. Von dieser sehr variablen Abgrenzung der trophogenen Schicht wurde aus Gründen der Datenverarbeitung Abstand genommen und die Grenze für den Vierwaldstättersee auf 15 m und diejenige im Rotsee auf 5 m festgelegt.

Die Sichttiefen fallen im grossen und ganzen mit VG 9 20% zusammen. Für die Praxis lässt sich daraus für die betreffenden Seen mit ziemlicher Genauigkeit aus der Sichttiefe die 1%-Grenze des grünen Lichtes (VG 9) berechnen.

Abb. 9. Eindringungstiefe des grünen Lichtes (VG9) in Prozenten der Oberflächenintensität und Sichttiefen, Rotsee.

Abb. 10. Eindringungstiefe des grünen Lichtes (VG9) in Prozenten der Oberflächenintensität und Sichttiefen, Vierwaldstättersee.

Bemerkenswert ist, dass die Sichttiefe im Rotsee in den Sommermonaten teilweise grössere Werte annimmt als im Vierwaldstättersee. Weitere Daten der Lichtintensitäten finden sich im Appendix.

4.22 Nährstoffe

Zur Charakterisierung der Nährstofflage der untersuchten Gewässer werden im folgenden die beiden wichtigsten Nährstoffe Phosphat und Nitrat in ihrem Jahresverlauf dargestellt. Eine eingehendere Wertung der Rolle des Stickstoffs im Nährstoffkreislauf findet sich bei STADELMANN [73]. Auf die Bedeutung des Phosphors wird im Zusammenhang mit Sedimentationsmessungen BLOESCH [8] Eingehenderes berichtet. Von den Mikronährstoffen sei als einziger das Eisen angeführt.

Die Werte wurden pro m^2 Seeoberfläche ausgerechnet, indem die Gehalte der trophogenen Schicht (im Vierwaldstättersee von 0 bis 15 m und im Rotsee von 0 bis 5 m) mit dem im Appendix angeführten Programm «Profil» bestimmt wurden. Zu jeder Nährstoffkomponente wurden die K zu allen anderen Parametern mit dem Programm «Korrela» berechnet und nach demselben Schema wie die Temperatur dargestellt.

4.221 Phosphat

Rotsee

In Abb. 11 ist der Phosphatgehalt pro m^2 Seeoberfläche der trophogenen Schicht im Rotsee dargestellt. In den Monaten August bis Oktober 1969 fand eine fast vollständige Zehrung des Phosphates in der trophogenen Schicht statt, während im Winter (Dezember), bedingt durch die Vollzirkulation des Sees, der Phosphatgehalt unter 1 m^2 bis zu 1 g anstieg. Schon im Mai (1969) begann von der Oberfläche aus wieder die Aufzehrung des vorhandenen Phosphates bei abnehmender Algenpopulation.

Abb. 11. Phosphatgehalt der trophogenen Schicht (0–5 m) in $\text{mg PO}_4\text{-P}/\text{m}^2$, Rotsee.

Tab. 6. K-Analyse zum Bezugsparameter Phosphat, Rotsee.

	-0,4	-0,5	-0,6	-0,7	-0,8	-0,9	1	1	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4
0m			SAUER	PH	TEMP		PHAT		AMMON	KAPPA	SBV GESP	FLAT NITRI CRYPT PP	PN GELON CRYPT PP	MP
1m				PH	TEMP		PHAT		AMMON		SBV GESP	GESP FLAT	PP	
2,5m			KONJU	PRH SAUER	TEMP		PHAT		AMMON		SBV KAPPA	SIO ₂ FLAT CRYPT NITRI GESP	BIOM PP	
5m			BIOM TEMP PH	PH			PHAT		AMMON		GESP SBV KAPPA	SIO ₂	KAPPA	MP NITRI
14m			PH				PHAT		AMMON GESP		SBV	SIO ₂	GELON PP	

Die *K-Analyse* (Tab. 6) zeigt, dass die Phosphatkonzentrationen im Winter hoch sind, indem ein hoher negativer KK zur Temperatur vorliegt. Im weiteren zeigt sich eine K zwischen Phosphat und Leitfähigkeit in den Schichten bis 2,5 m Tiefe.

Eine K zu den Produktionsparametern ist nur im weitesten Sinne festzustellen (CRYPT, PN und PP 0,55–0,6). Die K zu den anderen Phosphorkomponenten sind auch nur sekundärer Natur. Hingegen besteht ein sehr enger Zusammenhang zwischen Phosphat und Ammoniumkonzentration. Dies hat seinen Ursprung darin, dass bei Vollzirkulation die beiden Komponenten aus dem Hypolimnion eingetragen werden. Diese Annahme wird dadurch bestätigt, dass auch im Hypolimnion zwischen Phosphatkonzentration und Ammoniumkonzentration ein K von 0,98 besteht.

Vierwaldstättersee (Abb. 12)

Die Phosphatkonzentration unter 1 m² (0–15 m) ist im Vierwaldstättersee um eine Zehnerpotenz kleiner als im Rotsee. Sie liegt im Durchschnitt bei 40 mg/m².

In den Sommermonaten bis Ende des Jahres zeigte sich ein starker Phosphatschwund. Zu einer fast vollständigen Phosphatzehrung kam es im September, als zwischen 2,5 und 15 m Tiefe kein Phosphat mehr nachgewiesen werden konnte.

Offenbar wurde durch eine ausgeprägtere Vollzirkulation im Januar 1970 eine grössere Menge von Phosphat in die trophogene Schicht zurückgeführt und die allochthon eingeflossenen Mengen über das Profil verteilt, so dass der Gehalt im Februar 1970 viel höher ausfiel als im Jahr zuvor.

Die *K-Analyse* (Tab. 7) zeigt negative Korrelationen zwischen Phosphat und den Produktionsfaktoren wie Primärproduktion, PN, Temperatur und positive Korrelationen zwischen Phosphat und Nitratgehalt in allen Tiefenstufen von 0 bis 10 m von 0,6 bis 0,64, d.h. es besteht eine Konstanz der Abhängigkeit der beiden Nährstoffe voneinander.

Abb. 12. Phosphatgehalt der trophogenen Schicht (0–15 m) in mg PO₄-P/m², Vierwaldstättersee.

Tab. 7. K-Analyse zum Bezugsparameter Phosphat, Vierwaldstättersee.

	-0,4	-0,5	-0,6	-0,7	-0,8	-0,9	1	1	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4
0m	PRH	PH TEMP PRD MF PN						PHAT					SiO ₂	
2,5m	PRD	MF TEMP PH PRH GELOP						PHAT				NITRA SiO ₂ VG		
5m		PN PFB PRD PRH GELOP PH	TEMP					PHAT		VG	GESE NITRA SiO ₂			
10m								PHAT		VG	GESE BG NITRA SiO ₂		SBV	
15m	PP	MF	TEMP					PHAT		VG	GESE BG SiO ₂ GESP		SBV	

4.222 Stickstoffkomponenten

Der Stickstoffkreislauf wurde von STADELMANN [73] im Detail untersucht. In Abb. 13 sind die Stickstoffkomponenten Nitrat, Ammonium und Nitrit im Rotsee in Form von Quadratmeterwerten zusammengestellt.

Alle drei Stickstoffkomponenten zeigen, dass die N-Zehrung im Rotsee sehr gross ist, indem vom August bis im November die Werte fast auf Null absinken. Die Nitratkonzentration erhöht sich erst nach der Herbstzirkulation, im Januar bis Mai. Es ist

Abb. 13. Quadratmeterwerte (0–5 m) von Ammonium (---), Nitrit (— · —), Nitrat (—) in mg/m², Rotsee.

anzunehmen, dass die Anreicherung aus der Nitrifikation stammt, die wegen der ansteigenden Sauerstoffkonzentration in Gang kommt.

Aus der *K-Analyse des Nitrates* (Tab. 8) ist zu ersehen, dass im Rotsee das Nitrat als Stickstoffkomponente im Jahresregime eine bedeutend kleinere Rolle spielt als das Ammonium.

Tab. 8. K-Analyse zum Bezugsparameter Nitrat, Rotsee.

	-0,4	-0,5	-0,6	-0,7	-0,8	-0,9	1	1	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4
0m	KONJU	CYANO					NITRA						SBV	
1m			CYANO				NITRA			GELON			SBV	GELOP
2,5m		KONJU	CYANO				NITRA						SBV	
			VG											
5m			TEMP				NITRA						DIATO	SBV
										GESP	GELOP			
14m							NITRA							

Das bestätigt sich in der *K-Analyse des Ammoniums* (Tab. 9). Ammonium korreliert sehr eng mit Phosphat und ist im K-Muster ein produktionsbeteiligter Nährstoff. Der negative KK zu Sauerstoff in 0 m, 1 m und 2,5 m ist ein weiterer Hinweis dafür.

Tab. 9. K-Analyse zum Bezugsparameter Ammonium, Rotsee.

	-0,4	-0,5	-0,6	-0,7	-0,8	-0,9	1	1	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4
0m				SAUER	TEMP	PH	AMMON	PHAT		NITRI	KAPPA SiO ₂	PLAT	SBV	
1m				TEMP	PH	AMMON	PHAT			NITRI SiO ₂	PLAT	GESP SBV MP	PP	
2,5m	KONJU			PH	SAUER		AMMON	PHAT		KAPPA	PLAT	CRYPT		
5m			PRH	SAUER	TEMP					NITRI SiO ₂	PLAT	MP EP FN		
14m			BION	PH			AMMON	PHAT		GESP SiO ₂	GELFB	KAPPA		
								SBV		SiO ₂	FFS FN GELOP			

Vierwaldstättersee (Abb. 14)

Im Vierwaldstättersee wird Nitrat im Jahresverlauf in der trophogenen Schicht als Ganzes nie vollständig aufgezehrt. Es gibt zwar im Oktober 1969 in der hauptproduktiven Schicht von 0 bis 2,5 m eine fast vollständige Nitratzehrung. Der Nitratgehalt der trophogenen Schicht bleibt hingegen immer über 2 g/m².

Nitrit ist im Vierwaldstättersee von untergeordneter Bedeutung. Es treten 2 Maxima, und zwar im Juli und im September 1969, an der unteren Grenze der trophogenen Schicht bei etwa 12 m auf.

Abb. 14. Quadratmeterwerte (0–15 m) von Nitrit (— — —) und Nitrat (—) in mg-N/m², Vierwaldstättersee.

K-Analyse des Nitrates im Vierwaldstättersee (Tab. 10)

Im Gegensatz zum Nitrat im Rotsee (siehe K-Analyse Tab. 8) tritt Nitrat im Vierwaldstättersee antagonistisch zu den meisten Produktionsparametern auf. Speziell

negativer KK zu Nitrat. Es lässt sich daraus schliessen, dass bei hoher Nitratassimilation, d.h. hoher Photosynthese, Nitrit entsteht. Dies ist verständlich, da Nitrit als erstes Zwischenprodukt der Nitratassimilation entsteht (STADELMANN [73]).

4.223 Eisen

Wie aus Abb. 15 und 16 ersichtlich ist, liegen die Konzentrationen des gelösten Eisens sowohl im Rotsee als auch im Vierwaldstättersee auf die trophogene Schicht berechnet in derselben Grössenordnung. In keinem der beiden Beispiele fällt die gelöste Eisenkonzentration auf 0 ab.

Die *K-Analysen* (Tab. 12: K-Analyse im Rotsee) ergeben nur im Rotsee eine negative K zwischen der vorhandenen Biomasse und dem gelösten Eisen in der trophogenen Schicht. Im Vierwaldstättersee ergaben die K-Analysenwerte keine Zu-

Abb. 15. Quadratmeterwerte (0–5 m) des gelösten Eisens in mg-Fe/m², Rotsee.

Abb. 16. Quadratmeterwerte (0–15 m) des gelösten Eisens in mg-Fe/m², Vierwaldstättersee.

Tab. 12. K-Analyse zum Bezugsparameter gelöstes Eisen, Rotsee.

	-0,4	-0,5	-0,6	-0,7	-0,8	-0,9	1	1	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4
0m	PLAT PP	PN PRD PRH			BION			GELFE						
1m		PN		ORTER				GELFE					SiO ₂	
2,5m		PRD BION	ORTSO					GELFE					GELON	
5m								GELFE					SiO ₂ AMMON	
14m														

sammenhänge mit den Produktionsparametern. Auf eine Darstellung wurde daher verzichtet.

4.224 Gesamtsalzgehalt

Die *K-Analyse* zwischen der Leitfähigkeit und den Produktionsparametern wurde in beiden Seen durchgeführt. Für den *Vierwaldstättersee* fällt auf, dass die Leitfähigkeit allein von der Alkalinität (SBV) abhängt. In der trophogenen Schicht fallen die KK von 0,8 in 0 m bis 0,62 in 15 m ab, d. h. dass unterhalb der trophogenen Schicht die Leitfähigkeit auch durch angereicherte Nährstoffe beeinflusst werden kann. Es findet sich keine Korrelation mit einem der Produktionsparameter. Auf eine Darstellung wurde daher verzichtet.

Diese Situation stellt sich im *Rotsee* (Tab. 13) völlig anders dar; die Leitfähigkeit korreliert mit Phosphat in den Tiefen 0 m, 1 m und 2,5 m mit 0,82. Ebenso bestehen signifikante KK zwischen Kieselsäure, Ammonium und der Wasserhärte (SBV).

4.3 Produktionsmessungen

Grundlage der Produktion ist eine entsprechende Phytoplanktonpopulation. Die Grösse der Produktion ist abhängig von der Zusammensetzung der Population und der aktuellen Umsatzgeschwindigkeit. Die Umsatzgeschwindigkeit kann, wie schon früher gezeigt wurde (SCHEGG [63]), je nach Artzusammensetzung des Planktons stark variieren. Phytoplanktonuntersuchungen dienen daher auch dem Verständnis dynamischer Zusammenhänge. In diesem Sinne ist die nachfolgend beschriebene detaillierte Untersuchung des Phytoplanktons im Rotsee zu verstehen.

4.31 Phytoplankton im Rotsee

Die Beschreibung des Auftretens des Phytoplanktons erfolgt einerseits gruppenweise, andererseits unter Darstellung der hauptsächlichsten Formen im Raum-Zeit-Diagramm.

Tab. 13. K-Analyse zum Bezugsparameter Leitfähigkeit, Rotsee.

	-0,4	-0,5	-0,6	-0,7	-0,8	-0,9	1	1	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4
0m	CYANO			TEMP			KAPPA		PHAT SIO ₂ GESP FN SBV	CRYPT PLAT GELON PP	PRD APRON BION	GELOP NF		
1m		PH		TEMP			KAPPA		PHAT SIO ₂	PLAT SBV CRYPT	PP GESP	NF		
		YG								AMMON		FN		
2,5m				TEMP			KAPPA		CRYPT PHAT SIO ₂ FN SBV	BION SIO ₂ FN PLAT AMMON	GESP			
		CONJU	PRH									PP		
5m			TEMO				KAPPA				SIO ₂	PHAT FN		
		CYANO												
14m		PH					KAPPA				FN	AMMON		
		NITRI SAUER												
									SIO ₂		PHAT CYANO SBV	BION GESP		

Die Algengruppen werden in Biomasse als Frischgewicht (= Zellvolumen · spezifisches Gewicht) angegeben, die Einzelformen in Zellzahlen, Kolonien oder Anzahl Fäden pro ml. In den Raum-Zeit-Diagrammen sind zur Verdeutlichung der Hauptvegetationszeiten Raster eingezeichnet. Diese sind aber nicht als Isopleten zu verstehen, d.h. die Begrenzungen wurden fallweise zweckmässig gewählt, aber nicht berechnet. Eine Isopleten-darstellung würde ein grösseres Grundlagenmaterial erfordern. Die entsprechende Darstellung wird auch noch bei anderen Parametern verwendet.

4.311 Cyanophyta (Abb. 17)

Die Blaualgen hatten eine ziemlich scharf abgegrenzte Wachstumsperiode zwischen dem September und dem Dezember 1969. Im Vergleich zum Gesamtphytoplankton sind ihre Werte in der trophogenen Schicht relativ klein, sie spielen im Rotsee eine untergeordnete Rolle.

Einzig *Coelosphaerium Naegelianum* erreichte im November 1969 in 5 m Tiefe einen sehr hohen Wert. Während des ganzen Jahres waren immer einige Filamente von *Oscillatoria rubescens* und *Oscillatoria redeckii* anzutreffen.

Coelosphaerium Naegelianum (Abb. 18)

Das Auftreten von *Coelosphaerium Naegelianum* war begrenzt auf die Monate Oktober 1969 bis Januar 1970 mit einem Maximum im November 1969. Die grösste Anzahl Kolonien (850 Kolonien/ml) fand sich an der Grenze zwischen Schwefelwasserstoff und Sauerstoff bei 7,5 m Tiefe. In 14 m Tiefe, bei einem Schwefelwasserstoffgehalt von 6,8 mg S²⁻/l, waren immer noch 467 Kolonien/ml vorhanden. Ob es sich dabei um abgesunkene Kolonien handelte oder ob diese Form im anaeroben Bereich bei extrem schwachen Lichtintensitäten wuchs, konnte nicht festgestellt werden.

4.312 Chlorophyceae (Abb. 19)

Die Chlorophyceen waren nach der Artenzahl eine relativ bedeutende Gruppe, nahmen aber bezüglich der Biomasse keine führende Stellung ein. Einzig im April

Abb. 17. *Cyanophyceae*, µg/ml, Rotsee.

Abb. 18. *Coelosphaerium Naegelianum*, Kolonien zu 30–50 Zellen, Kolonien/ml, Rotsee.

Abb. 19. *Chlorophyceae*, µg/ml, Rotsee.

1969 waren sie an der Biomasse bis zu 30% beteiligt. Ihr Auftreten war im wesentlichen auf die erste Jahreshälfte beschränkt, wobei ein Maximum der Entwicklung im April und ein zweites im Juli und August 1969 beobachtet wurde. Das Maximum im April wurde durch *Chlamydomonas* sp. (Abb. 20) ausgelöst, dessen Auftreten sich analog dem der später zu besprechenden Flagellaten (Abb. 29) im wesentlichen auf die Monate März und April beschränkte.

Oocystis lacustris (Abb. 21)

Oocystis lacustris wurde in den Monaten Juni bis September beobachtet, wobei auffällt, dass am 10. Juli 1969 eine Massentwicklung in 5 m Tiefe an der Schwefelwasserstoff-Sauerstoff-Grenze auftrat. Ein Monat später wurde in 14 m Tiefe eine grosse Anzahl festgestellt. Offensichtlich war diese Population, ohne dass sie sich wesentlich aufgelöst hatte, über die anaerobe Schicht abgesunken.

Es ist möglich, dass *Oocystis lacustris* wie das unter den Cyanophyceen beschriebene *Coelosphaerium Naegelianum* zu Formen gehört, die auch unter anaeroben Verhältnissen leben können oder dank ihren Gallerthüllen zellulär im aeroben Milieu verbleiben.

Abb. 20. *Chlamydomonas* sp., Zellen/ml, Rotsee.

Abb. 21. *Oocystis lacustris*, Zellen/ml, Rotsee.

Sphaerocystis Schroeteri (Abb. 22)

Diese Kolonien wurden im Juni und im November besonders im Epilimnion beobachtet.

Characium gracilipes (Abb. 23)

Diese Form trat in relativ grosser Zahl im Mai in 1 m Tiefe auf und in kleineren Mengen im November und Dezember 1969.

Coelastrum microporum (Abb. 24)

Coelastrum microporum wies eine Massenfaltung (2549 Kolonien/ml) am 10. Juli 1969 auf. Eine kleinere Anzahl von Kolonien blieben bis in den November erhalten. Auch bei dieser Form liessen sich noch sehr grosse Kolonienzahlen in der anaeroben Schicht beobachten, z.B. wurden am 14. August 1969 in 7,5 m Tiefe 1444 Kolonien/ml gezählt, bei einem Schwefelwasserstoffgehalt von 1,16 mg S²⁻/l. Es scheint, dass wieder die Kolonieform mit festen Membranen der Zellen das Leben in anaeroben Verhältnissen gestattet hatte.

Abb. 22. *Sphaerocystis Schroeteri*, Kolonie zu 10-20 Zellen, Kolonien/ml, Rotsee.

Abb. 23. *Characium gracilipes*, Zellen/ml, Rotsee.

Abb. 24. *Coelastrum microporum*, Kolonien zu etwa 20 Zellen, Kolonien/ml, Rotsee.

Abb. 25. *Scenedesmus quadricauda*, Kolonien/ml, Rotsee.

Scenedesmus quadricauda (Abb. 25)

Diese Kolonien traten sporadisch auf, hauptsächlich aber in den Sommermonaten im Epilimnion.

Ankistrodesmus convolutus (Abb. 26)

war hauptsächlich in den Wintermonaten Dezember 1969 bis April 1970 entwickelt, wobei eine Massenfaltung im April festgestellt wurde (4737 Zellen/ml in 0 m Tiefe). Für die Biomasse ist diese Form wegen des kleineren Zellinhaltes unbedeutend.

4.313 Konjugatae (Abb. 27)

Das Auftreten dieser Gruppe war auf die Monate August bis Oktober beschränkt. Die hauptsächlichste Form, die auftrat, war *Closterium* sp. Für die Gesamtbiomasse ist auch diese Gruppe unbedeutend.

Abb. 26. *Ankistrodesmus convolutus*, Zellen/ml, Rotsee.

Abb. 27. *Konjugatae*, µg/ml, Rotsee.

Abb. 28. *Chrysophyceae*, µg/ml, Rotsee.

4.314 Chrysophyceae (Abb. 28)

Von den Chrysophyceen waren hauptsächlich zwei Formen vertreten, und zwar im März und April 1969 *Erkenia subaequiciliata* und im September 1969, Februar und März 1970 *Uroglena americana*. Einzig am 18. Februar 1970 in 0 m Tiefe betrug der Biomassenanteil 14%. Im weiteren wurden schwerer differenzierbare Flagellaten ausgezählt, die in Abb. 29 zusammengestellt sind.

4.315 Diatomeae (Abb. 30)

Die Kieselalgen entfalteten sich in Vegetationsschüben, und zwar in den Frühlingsmonaten März und April 1969 und im Februar und März 1970 sowie im August, September und Oktober 1969.

Synedra acus (Abb. 31)

Diese Form bestimmte die Diatomeenbiomasse im August, während sie in den übrigen Monaten kaum vertreten war.

Abb. 29. Diverse *Flagellaten*, Zellen/ml, Rotsee.

Abb. 30. *Diatomae*, µg/ml, Rotsee.

Stephanodiscus hantzschii (Abb. 32)

Der wichtigste Vertreter der Kieselalgen war *Stephanodiscus hantzschii* mit zwei Wintermaxima. Diese Form erreichte im März 1969 in 2,5 m Tiefe Zellzahlen von 44000 Zellen/ml. Wegen der kleinen Zellvolumina war jedoch der Biomassenanteil auch während dieser Massenentwicklung nur 38%. Interessant war ein sporadisches Auftreten dieser Form am 11. September 1969 in 2,5 m Tiefe. Diese bekannte Winter-nannoplanktonform (NAUWERCK [44]) kam im Rotsee bei einer Temperatur von 18°C vor.

4.316 Cryptophyceae (Abb. 33)

Die Cryptophyceen waren die dominierende Algengruppe im Rotsee. Ihre Vegetationsschwerpunkte lagen in den Wintermonaten und im August und September (5 m Tiefe). So wurde zum Beispiel die maximale Biomasse von 34 µg/ml unmittelbar unter der Eisschicht (15. Januar 1970) beobachtet. Über das ganze Jahr liess sich kein Aussedimentieren dieser Formen feststellen, indem schon bei 7,5 m Tiefe die Zellkonzentrationen im Vergleich zu den epilimnischen Zahlen verschwindend klein waren und in 14 m Tiefe nur noch vereinzelte Formen anzutreffen waren.

Abb. 31. *Synedra acus*, Zellen/ml, Rotsee.

Abb. 32. *Stephanodiscus hantzschii*, 10⁸ Zellen/ml, Rotsee.

Abb. 33. *Cryptophyceae*, µg/ml, Rotsee. Abb. 34. *Rhodomonas lacustris* und *lens*, 10^8 Zellen/ml, Rotsee.*Rhodomonas lacustris* und *lens* (Abb. 34)

Die Massenfaltungen von *Rhodomonas* waren auf die oberste Wasserschicht von 0 bis 2,5 m beschränkt. Die absoluten Maxima waren in 0 m Tiefe vom Januar bis März 1970 anzutreffen (März 1970: 15000 Zellen/ml).

Cryptomonas spp. (Abb. 35)

Cryptomonas spp. wurden während des ganzen Jahres vorgefunden, die Maximalentwicklungen lagen aber ebenfalls in den Wintermonaten. Im Januar 1970 wurden unter dem Eis 15290 Zellen/ml festgestellt. Eine interessante Erscheinung war das Auftreten von *Cryptomonas* in 5 m Tiefe an der Schwefelwasserstoff-Sauerstoff-Grenze im August und im September 1969.

Es ist möglich, dass die *Cryptomonas*blüte an dieser Grenze durch das Heraufdiffundieren des Ammonium-Stickstoffs ausgelöst wurde. Dies zeigt sich in der Ammoniumverteilung, indem wir beim Auftreten der *Cryptomonas*blüte ein sehr rasches Abnehmen von 1000 µg/l im Juni auf 520 µg/l im August, 200 µg/l im September und 0 µg/l im Oktober feststellen konnten.

Abb. 35. *Cryptomonas* spp., 10^3 Zellen/ml, Rotsee. Abb. 36. *Peridineeae*, $\mu\text{g/ml}$, Rotsee.

Diese metalimnische *Cryptomonas*blüte bewirkte auch einen plötzlichen Phosphat-schwund, indem die Phosphatkonzentration in 5 m Tiefe von 244 $\mu\text{g/l}$ im Juli auf 3 $\mu\text{g/l}$ im August sank.

Es ist möglich, dass neben den Nährstoffverhältnissen auch die Temperatur einen Einfluss auf dieses Einschichtungsverhalten hat. Diese lag bei 13–14 °C. FINDENEgg [17] stellte im Piburgersee fest, dass in 15 m Tiefe, im Metalimnion, eine *Cryptomonas*blüte bei 5 °C auftrat.

4.317 *Peridineeae* (Abb. 36)

Diese Gruppe trat nur im September 1969 und im Februar 1970 in Erscheinung. Im September handelte es sich um eine starke Entwicklung von *Peridinium cinctum*, das wegen seines grossen Volumens in 0 m 80% der gesamten Phytoplanktonbiomasse ausmachte.

Im Februar 1970 wurde eine Massententfaltung von *Gymnodinium hantzschii* mit über 5000 Zellen/ml angetroffen.

In allen anderen Monaten waren die Peridinieen kaum vertreten.

4.318 Die Phytoplanktonbiomasse

In Abb. 37 ist das Raum-Zeit-Diagramm des Frischgewichtes des Phytoplanktons aufgetragen. Im Jahresverlauf zeigten sich zwei Schwerpunkte, je zu Beginn des Jahres 1969 und 1970. In der Sommerstagnationsperiode waren maximale Biomassen im Metalimnion an der Grenze von Schwefelwasserstoff und Sauerstoff anzutreffen.

Die absoluten Zahlen von über 30 mg/l Frischgewicht (April 1969, Januar 1970) lagen ausserordentlich hoch. So wird von PAVONI [53] für den Hallwilersee ein beobachtetes maximales Phytoplanktonfrischgewicht von 26 mg/l angegeben. VOLLENWEIDER [80] gibt in seinem OECD-Bericht Phytoplanktonfrischgewichte an, die durchwegs kleiner sind als die im Rotsee festgestellten.

Auf die erstaunliche Tatsache, dass auch in den Sommermonaten vergleichsweise hohe Planktondichten bei fast vollständiger Zehrung des Phosphates und anderer Nährstoffe auftraten, soll später eingegangen werden (siehe Seite 506).

Abb. 37. Phytoplanktonbiomasse (Frischgewicht), µg/ml, Rotsee.

4.319 Die Populationssequenz des Phytoplanktons

Die Phytoplanktonpopulationen im Rotsee entwickelten sich in rascher Sequenz. In Abb. 38 sind diese Populationen auf Grund der Biomasse pro m² Seeoberfläche (Tiefe 0–5 m) dargestellt. Im März 1969 bestand ein Diatomeen- (*Stephanodiscus hantzschii*) und ein Cryptomonadenmaximum. Einen Monat später waren die Diatomeen fast vollständig verschwunden, während die Zahl der Cryptomonaden weiter anstieg. Gleichzeitig traten grosse Mengen von Chlorophyceen auf. Im Mai brach die Gesamtpopulation zusammen, ausser kleinen Resten von Cryptophyceen. Sämtliche anderen Gruppen blieben unbedeutend, während im Juni und Juli Chlorophyceen im Planktonbild vorherrschten. Im August traten vermehrt Cryptophyceen auf; es handelte sich dabei im wesentlichen um das diskutierte *Cryptomonas*maximum (siehe Seite 458) in 5 m Tiefe. Im September traten schlagartig Peridineen auf, die Cryptomonadenentwicklung in 5 m Tiefe ging stark zurück. Der Oktober brachte einen vollständigen Zusammenbruch der Populationen, allerdings mit einem Beginn der Entwicklung von Cyanophyceen, die im November eine ausgeprägte Spitze zeigten. Aufgelöst wurde diese Cyanophyceenspitze zu Beginn der Vollzirkulation im Dezember mit einer gleichzeitigen Verfrachtung der später noch zu beschreibenden

Abb. 38. Populationssequenz des Phytoplanktons, Quadratmeterwerte (0-5 m), g Frischgewicht/m², Rotsee.

hypolimnischen Formen (siehe Seite 484) an die Oberfläche. Im Januar 1970 zeigte sich das absolute *Cryptomonas* maximum unter Eis, das das Planktonbild vollständig beherrschte. Im Februar erkennt man ein paralleles Auftreten von Chrysophyceen und Peridineen bei immer noch bestehender *Cryptomonas* dominanz.

Diskussion

Die sehr gedrängte Sequenz verschiedener Planktongruppen (einzelner Arten) zeigt, dass das System der Phytoplanktonpopulation an sich schon über eine grosse Valenz der Anpassung verfügt, indem die Population, die die besten Bedingungen vorfindet, zur Entwicklung zu gelangen scheint. Die Phytoplanktonbiozönose ist offenbar sehr labil und von vielen rasch wechselnden Faktoren begrenzt. Im Jahresregime kann daher nicht mit den Gesetzmässigkeiten einer Fließkultur gerechnet werden. Stark vereinfachend kann das Modell einer Batch-Kultur für kurze Zeitabschnitte herangezogen werden.

4.3110 K-Analyse zum Bezugsparameter Biomasse

Im Rotsee ist das Frischgewicht des Phytoplanktons (= Biomasse) (Tab. 14) in der Schicht von 0 bis 2,5 m in hohem Masse korreliert mit dem partikulären Stickstoff und in 1 m und 2,5 m auch mit dem partikulären Phosphor. Für den partikulären Stickstoff wurde dieser Zusammenhang von PAVONI [54] für Einzelprofile beschrieben. Eine K zwischen dem «standing crop» und der Primärproduktion besteht nur in 0 m und 1 m, wobei der KK in 1 m nur noch + 0,48 beträgt.

Tab. 14. K-Analyse zum Bezugsparameter Biomasse, Rotsee.

	-0,4	-0,5	-0,6	-0,7	-0,8	-0,9	1	1	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4
0m			TEMP				BIOM	CRYPT	PRD	GESP	GELOP	GELOP		
				GELOP				PRD	PRD	FLAT	KAPPA			
1m							BIOM	CRYPT	PRD	GESP	GELOP	DIATO	PRD	
			VO	GELOP				PP						
			TEMP					PRD						
2,5m			VO				BIOM	CRYPT						
				TEMP										
				GESB				PRD		GESP	PP	GELOP	PHAT	
										KAPPA		SBV		
5m	GESB	PHAT					BIOM						CYANO	
		AMMON											CRYPT	
													PRD	
14m														

In der 0-m-Schicht besteht ein KK zu den Membranfilterbakterienzahlen, der aber kleiner ist als derjenige zur Primärproduktion. Der höchste KK findet sich mit 0,93 in 0 m zu den Cryptophyceen, eine Aussage dafür, dass das Phytoplankton in dieser Schicht über das Jahr wesentlich von den Cryptophyceen gestellt wird. Auf die

Zusammenhänge zwischen Biomasse und gelösten organischen Stickstoff- und Phosphorkomponenten soll später eingegangen werden (siehe Seite 476). Interessant ist im Rotsee, dass keine negativen KK zu Phosphat und Nitrat vorliegen, hingegen ein negativer KK zu gelöstem Eisen besteht.

Die *K-Analyse in Bezug auf Cryptophyceen* (Tab. 15) ergibt ein ähnliches Bild wie für die Biomasse. Mit den Parametern partikulärer Phosphor und partikulärer Stickstoff besteht in 0 m ein sehr hoher KK von 0,95 bis 0,96. Es bestätigt sich dabei für den See die von PAVONI [54] beschriebene Tatsache, dass die Wechselbeziehungen zwischen den partikulären Komponenten und der Biomasse um so klarer hervortreten, je mehr man sich einer Reinkultur nähert.

Tab. 15. K-Analyse zum Bezugsparameter *Cryptophyceae*, Rotsee.

	-0,4	-0,5	-0,6	-0,7	-0,8	-0,9	1	1	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4
0m								CRYPT	PP PP BIOM PRD GESP	PRH KAPPA GESP	PLAT GELGE GELON	SI0 ₂	SBV PHAT MP	
1m			GESE VG		TEMP			CRYPT	PP	GESP BIOM PH	KAPPA PLAT	PRD PHAT	SBV AMMON	GELGE
2,5m			GESE VG		TEMP			CRYPT		BIOM KAPPA PH		PHAT GESP PLAT AMMON	PP SBV SI0 ₂	
5m								CRYPT				PH	KOMJU BIOM	
14m														

Schlussfolgerungen

Bildet man in 0 m eine Reihenfolge der Korrelationen (K-Wert!) bezüglich Biomasse, stellt sie sich folgendermassen dar:

Diese mathematische Aneinanderreihung widerspiegelt direkt die oekologischen kausalen Verknüpfungen der Parameter im See.

4.3111 Partikuläre Komponenten

In Abb. 39 sind die Quadratmeterwerte des Phytoplanktonfrischgewichtes für die trophogene Schicht von 0 bis 5 m aufgezeichnet. Der maximale Wert liegt über 100 g/m^2 .

STADELMANN [73] hat aus den partikulären Stickstoffwerten (nach STUMM [77]) den Kohlenstoffgehalt des partikulären Materials berechnet. Diese Kurve ist in die Biomasse/ m^2 -Kurve eingezeichnet. Es zeigt sich, dass die beiden Kurven nicht identisch sind, aber im gegenseitigen Verlauf und für einzelne spezielle Werte vergleichbar sind.

Abb. 39. Quadratmeterwerte des Phytoplanktons (0–5 m), Frischgewicht Phytoplankton, g/m^2 (= Biom F) (—); Biomasse nach STADELMANN (1971) (Berechnung aus PN), g C/m^2 (= Biom N) (---); Rotsee.

Berechnet man aus dem Verhältnis zwischen Frischgewicht und dem Kohlenstoff (aus den PN-Werten) den prozentualen Anteil, so erhält man Prozentwerte Kohlenstoff vom Frischgewicht, die zwischen 25 und 28% liegen. Allerdings wurden nur die Cryptophyceenmaxima ausgewertet, weil für diese Gruppe auf Grund der hohen KK zwischen Biomasse und partikulärem Stickstoff Gewähr besteht, einen relativ kleinen Anteil an Detritus fehlerhaft verwendet zu haben. Nach VOLLENWEIDER [80] besteht eine grosse Diskrepanz in den Angaben über den Kohlenstoffgehalt des Phytoplanktons; er kann zwischen 3 und 25% schwanken. Der hohe Wert für den C-Gehalt im Phytoplanktonfrischgewicht im Rotsee kann nach MULLIN et al. (aus VOLLENWEIDER [80]) mit den relativ kleinen Zellvolumina der Plankter erklärt werden.

In Abb. 40 sind die Quadratmeterwerte des partikulären Phosphors aufgetragen. Diese Kurve folgt im Prinzip derjenigen des partikulären Stickstoffs bzw. der Umrechnung auf Kohlenstoff, mit Ausnahme des Wertes im Juli, wo ein erhöhter partikulärer Phosphor in der trophogenen Schicht festgestellt wurde. Dieser dürfte einerseits auf die Anwesenheit einer grösseren Anzahl von *Oocystis lacustris* und die Anwesenheit des noch zu beschreibenden *Chromatium densegranulatum* (siehe Seite 486) in 5 m Tiefe zurückzuführen sein.

Der Vollständigkeit halber wird die *K-Analyse des partikulären Stickstoffs* (Tab. 16) angeführt. In der Anordnung der Produktionsparameter zeigt sie keine wesentlichen Unterschiede zu derjenigen der Biomasse. Ein sehr hoher KK besteht zwischen partikulärem Stickstoff und partikulärem Phosphor (über 0,9 in den Tiefen von 0 bis 1 m).

Abb. 40. Quadratmeterwerte (0–5 m) des partikulären Phosphors (mg-P/m²), Rotsee.

Tab. 16. K-Analyse zum Bezugsparameter partikulärer Stickstoff, Rotsee.

	-0,4	-0,5	-0,6	-0,7	-0,8	-0,9	1	1	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4
0m		GELPE	TEMP				PN	CRYPT	GESP BIOM GELON KAPPA FLAT	PRH GELOP		SIO ₂	PHAT MF	SBV
1m		GELPE	TEMP				PN		CRYPT			GELOP	PHAT DIATO	PRH MF
			VG					BIOM PP	GESP PRD			SBV	KAPPA	
2,5m			BQ				PN		CRYPT	PP GESP		PRD	SBV FLAT PHAT	SIO ₂ GELOP AMMON
			VG	TEMP						KAPPA				
			GESE					BIOM		"				
5m							PN					CRYPT	KAPPA	PRD FLAT
													BIOM	
14m							PN					KAPPA	SIO ₂ PHAT AMMON CYANO	

Zwischen dem partikulären Eisen (Abb. 41) und den Produktionsparametern, namentlich der Biomasse, bestehen, wie die K-Analyse in Tab. 17 demonstriert, nur äusserst spärliche Beziehungen, einzig in 0 m ist ein KK zu den Chlorophyceen festzustellen.

Im Jahresverlauf stellt man ein Verarmen der trophogenen Schicht an partikulärem Eisen fest.

Abb. 41. Quadratmeterwerte (0–5 m) des partikulären Eisens (mg-Fe/m²), Rotsee.

Tab. 17. K-Analyse zum Bezugsparameter partikuläres Eisen, Rotsee.

	-0,4	-0,5	-0,6	-0,7	-0,8	-0,9	1	1	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4
0m							PFE					CLORO	PRH	
1m							PFE				PRH GELOF	PRD		
2,5m							PFE				PH	DIATO CLORO GELOF	SAUER	
5m		SAUER					PFE		CLORO			GELON		
14m														

Schlussfolgerungen

Im Rotseep plankton sind die Cryptophyceen vorherrschend. Aus der Feststellung, dass im Hypolimnion praktisch keine intakten Zellen gefunden wurden, lässt sich schliessen, dass ein grosser Teil der Zellen schon im Epilimnion mineralisiert wurde. Die Aneinanderreihung der KK bezüglich Biomasse ergibt eine ökologisch «sinnvolle» Rangordnung.

4.32 Phytoplankton im Vierwaldstättersee

Gestützt auf die im letzten Kapitel gemachten Feststellungen der Aussagekraft der Bestimmung von partikulärem Stickstoff und die Tatsache, dass das Phytoplankton im Vierwaldstättersee durch STADELMANN [73] und BLOESCH [8] bearbeitet wurde, sei in diesem Zusammenhang auf eine eingehendere Darstellung verzichtet.

Abb. 42. Quadratmeterwerte der Phytoplanktonbiomasse nach STADELMANN (1971), gC/m², 0–15 m, Vierwaldstättersee.

Zur Orientierung über die Verhältnisse bezüglich Biomasse im Vierwaldstättersee ist in Abb. 42 die von STADELMANN [73] aus den C:N-Werten berechnete Biomassekurve in Form von gC/m² aufgezeichnet. Im Plankton vorherrschend waren die Blaualgen, und zwar beinahe über das ganze Jahr *Oscillatoria rubescens* und im Herbst *Pseudanabaena catenata*. Unter den Diatomeen waren vor allem *Flagilaria crotonensis*, *Tabellaria fenestrata*, *Cyclotella* spp. und *Diatoma elongatum* vertreten. Fast über das ganze Jahr waren bei den Flagellaten *Rhodomonas lacustris* und *Rhodomonas lens*, *Cryptomonas ovata* und *Cryptomonas erosa* vorhanden.

K-Analyse

Da die Biomassewerte der Kurve, unter Berücksichtigung eines Faktors, denjenigen des partikulären Stickstoffs entsprechen, kann für die K-Analyse direkt der partikuläre Stickstoffwert (Tab. 18) verwendet werden.

Über die ganze trophogene Schicht bestehen zwischen partikulärem Stickstoff und den Nährstoffen Nitrat und Phosphat negative KK. Es zeigt sich hier deutlich die produktionsbestimmende Rolle der beiden Nährstoffe. Ein enger Zusammenhang besteht zwischen partikulärem Stickstoff und partikulärem Phosphor mit einem KK von 0,82. Ebenso bestehen signifikante Korrelationen zwischen Primärproduktion und partikulärem Stickstoff. Auf den Zusammenhang zwischen der Biomasse und den Bakterien wird auf Seite 497 eingetreten.

Tab. 18. K-Analyse zum Bezugsparameter partikulärer Stickstoff, Vierwaldstättersee.

	-0,4	-0,5	-0,6	-0,7	-0,8	-0,9	1	1	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4
0m			PHAT					PN			MP PFE PRD SAUER	PRH	TEMP GELON	
				NITRA					PP PH		GESP PLAT		NITRI	
2,5m	SiO ₂				RG VG			PN		PFE SAUER GESP	PRH	TEMP NITRI GELON PLAT	MF	
					GESE				PRD PP					
5m	RG	SiO ₂	PHAT	NITRA	RG GESE			PN		PFE TEMP GESP		GELON PH	MF NITRI	
					VG					PRD PP				
10m			NITRA					PN		PRH PRD PH	PP	SAUER	TEMP GELON	
		SiO ₂							PFE			GESP		
15m								PN				SAUER PH	SBV PRH	
										PP				

4.33 Primärproduktionsmessung

4.331 Tagesrhythmik

Jeder Berechnung einer Primärproduktion für einen bestimmten Zeitabschnitt, z.B. für die Jahresproduktion, liegt eine Umrechnung, basierend auf der stündlichen Produktion, zugrunde. Eine wesentliche Voraussetzung dafür ist die Kenntnis des Tagesverlaufs der Primärproduktion. Die beiden nachfolgend beschriebenen Untersuchungen haben nur Stichprobencharakter, dienen aber trotzdem für die untersuchten Seen der Absicherung der Berechnungen der Tages- und Jahresproduktion sowie der Beurteilung der angewandten Expositionsmethodik.

Im Rotsee (12. August 1969) und im Vierwaldstättersee (21. Mai 1969) wurden an einem Tag ohne Bewölkung Versuche «in situ et loco» zur Beantwortung folgender Fragen durchgeführt:

1. Welcher Umrechnungsfaktor ist anzuwenden, um aus einer Messung, die zwischen 10 und 14 Uhr stattgefunden hat, auf die Tagesproduktion zu schliessen?
2. Ist die Summe der Produktion kurzzeitig aneinandergestaffelter Experimente mit derjenigen eines Langzeitexperimentes identisch?
3. Wie verläuft die Tagesproduktionskurve im Vergleich zur Lichtkurve?

Methodik

Die Entnahmetiefe betrug im Vierwaldstättersee 2,5 m, im Rotsee 1 m. Zu Beginn des Experimentes wurden 20 Liter Seewasser in eine Flasche abgefüllt und diese während des Tages in der Entnahmetiefe gelagert. Damit war die Voraussetzung, dass während der Untersuchung eine gleichbleibende Phytoplanktonpopulation vorliegen muss, erfüllt.

Es wurden 2 Serien Flaschen gebildet. Die erste Serie wurde zu Beginn des Experimentes mit ¹⁴C versetzt und exponiert. Stündlich wurden dann je 2 Flaschen entnommen und ausgewertet. Diese Expositionsart wird im folgenden als «long time»

bezeichnet. Von der 2. Serie wurden jede Stunde 2 Flaschen aus der 20-Liter-Flasche abgefüllt, mit ^{14}C versetzt und während einer Stunde exponiert. Diese Art wird als «short time» bezeichnet.

Mittels eines Solarimeters wurde die auf den Quadratmeter Seeoberfläche fallende Kalorienzahl bestimmt und mit Hilfe der relativen Lichtmessung (siehe Methodik) unter Berücksichtigung einer Rückstrahlung an der Seeoberfläche von 44% die in der jeweiligen Expositionstiefe auf den Quadratmeter fallende Energie in kcal berechnet. Aus diesen Werten lässt sich der Quotient der Lichtausnützung ($\text{mg C}_{\text{fix}}/\text{kcal} \cdot \text{m}$) berechnen.

Resultate

1. Vierwaldstättersee

In Abb. 43 sind die aufsummierten Werte des «long-time»- und des «short-time»-Experimentes aufgezeichnet. Die Tagessumme beträgt im «long-time»-Experiment 144,9 mgC/m^3 , im «short-time»-Experiment 139,7 mgC/m^3 , d. h. im Vierwaldstättersee ist die Tagessumme der «short-time»- mit der der «long-time»-Experimente innerhalb der Fehlerbreite der ^{14}C -Messung für die Tiefenstufe 2,5 m identisch. Die Streuung der angewandten Methodik beträgt 3–6% (SCHEGG [62]).

Aus der Steigung der beiden Kurven lässt sich ersehen, dass der stündliche Zuwachs im «long-time»-Experiment grossen Schwankungen unterworfen ist. Im Minimum betrug er nur 2 mgC/m^3 zwischen 14 und 15 Uhr. Diese Erholungspause ist nach OHLE [47] auf die Hemmwirkung durch hauptsächlich extrazelluläre Anreicherung von Assimilaten und auf mangelnde Turbulenz zurückzuführen.

OHLE [47] hat experimentell bewiesen, dass die Wasserturbulenz, der «Wascheffekt», von ausschlaggebender Bedeutung ist. Beim «short-time»-Experiment treten diese Schwankungen nicht auf.

Abb. 43. Aufsummierte Produktionsraten der «short-time»-(— —) und der «long-time»-(— · — · —) Versuche im Vierwaldstättersee ($\text{mg C}/\text{m}^3$).

Abb. 44. «Short-time»-Primärproduktionsmessungen (----), mg C/m³h, Einstrahlung in 2,5 m (— · —) in kcal/m², relative Lichtausnützung (—) in mg C/kcal·m, Vierwaldstättersee.

In Abb. 44 sind die «short-time»-Werte der Primärproduktion gegen die vorhandene Energie aufgetragen. Ebenfalls ist der Quotient der Lichtausnützung in Kurvenform eingetragen.

Bei relativ kleiner Lichtintensität am Morgen zwischen 9 und 10 Uhr stellt sich eine überraschend hohe Primärproduktion ein mit entsprechend hohen Werten der Lichtausnützung. Bei maximaler Belichtung zwischen 13 und 14 Uhr findet sich ein Minimum der stündlichen Primärproduktion und das Minimum der Lichtausnützung. Diese Erscheinung kann mit einer Lichthemmung erklärt werden. Sie kann aber auch die Folge der physiologischen Erschöpfung des Photosyntheseapparates (OHLE [47]) sein.

Zu einem zweiten Maximum der Primärproduktion kommt es zwischen 14 und 15 Uhr bei abnehmender Lichtintensität in der Expositionsschicht. Gegen Abend fällt die Primärproduktion entsprechend der Erniedrigung der Lichtintensität wieder ab.

2. Rotsee

Am 12. August 1969 wurde im Rotsee die Sequenz der Probenahmen noch weiter eingengt, indem die «short-time»-Experimente über eine halbe Stunde überlappend durchgeführt wurden. (Die Proben wurden sofort nach der Entnahme auf dem Schiff filtriert.)

Die Resultate sind in Abb. 45 zusammengestellt. Zwischen 7 und 10 Uhr erfolgt ein sehr rascher Anstieg der stündlichen Primärproduktionswerte, der zwischen 10 und 13 Uhr in ein Plateau ausmündet.

Bei höchsten Lichtintensitäten zwischen 12 und 14 Uhr ergibt sich der schon im Vierwaldstättersee bemerkte Hemmeffekt mit einer Verringerung der stündlichen Primärproduktion um fast die Hälfte. Ebenfalls konnte wieder der Anstieg der Primärproduktion bei fallenden Lichtintensitäten am Nachmittag beobachtet werden.

Die Differenzen bei den um eine halbe Stunde verschobenen «short-time»-Experimenten zeigten, dass die Produktion innerhalb kurzer Intervalle grossen Schwankungen unterliegen kann.

Abb. 45. Überlappende «short-time»-Experimente, mg C/m^3 , ganzstündliche Expositionen (-----), halbstündliche Expositionen (—), Rotsee.

Abb. 46. Lichteinstrahlung in 1 m in kcal/m^2 (---), Lichtausnützung in $\text{mg C/kcal} \cdot \text{m}$ (—), Rotsee.

Vergleich der Tagessummen:

«short time»: Summe mit ganzstündlichem Beginn	388,1 mgC/m^3
«short time»: Summe mit halbstündlichem Beginn	374,6 mgC/m^3
«long time»: über den ganzen Tag	384,9 mgC/m^3

Die «short-time»-Werte (je 12) liegen unter Berücksichtigung der vielen Einzelexperimente erstaunlich nahe beieinander. Wie im Vierwaldstättersee weichen die «long-time»-Werte im stündlichen Zuwachs wesentlich von demjenigen der «short-time»-Werte ab, die Tagessumme beider Expositionsarten ist jedoch wieder identisch.

In Abb. 46 sind die Werte der eingestrahltten Energie der Expositionstiefe aufgezeichnet. Die maximale Einstrahlung fällt zeitlich wieder mit der beobachteten Hemmung der Primärproduktion zusammen. Daraus ergibt sich die schlechteste Ausnützung des eingestrahltten Lichtes.

Schlussfolgerungen

Die eingangs gestellten Fragen können folgendermassen beantwortet werden:

1. Die Tagessumme von stündlichen Experimenten entspricht den Werten von Tagesmessungen, d.h. die Produktivität ist für dieselbe Planktonpopulation konstant. DORY et al. [13] geben für Lang- und Kurzzeitversuche ebenfalls gleiche Tagessummen an.

2. Es treten beträchtliche Tagesschwankungen auf, die sehr kurzfristig, d.h. in der Grösse von Minuten sein können.

3. Die Tageskurve der Primärproduktion der Kurzzeiterperimente zeigt eine Affinität zur Lichtkurve in zwei Richtungen:

- a) die Abhängigkeit von der Lichtintensität bei suboptimaler Belichtung,
- b) die Hemmung der Primärproduktion durch Überbelichtung. Offenbar ist die physiologisch-optimale Belichtung im Tagesverlauf nur ganz kurze Zeit vorhanden.

4. Unter Voraussetzung einer Exposition zwischen 10 und 14 Uhr liegt der Umrechnungsfaktor der stündlichen Produktion für den Vierwaldstättersee über 9. Bei Interpolation auf die Tagesproduktion der Werte zwischen 7 und 9 Uhr ergibt sich ein Wert von etwa 10 für die 2,5-m-Schicht. Dieser Faktor wurde von STADELMANN [73] zur Berechnung der Tagesproduktion für die Werte pro m^2 Seeoberfläche, d.h. für das ganze Profil, verwendet.

Für den Rotsee dürfte dieser Faktor tiefer liegen; bei einer mittleren Produktion zwischen 10 und 14 Uhr von $52,8 \text{ mgC/m}^3\text{h}$ liegt er für die 1-m-Schicht bei 7,5–8.

Diese Werte gelten für die maximalproduktive Schicht.

5. Die in dieser Arbeit angewandte Expositionszeit von 4 Stunden stellt nicht die optimale Lösung dar, da sie am Ende der Untersuchungszeit in die Periode der Lichthemmung fällt. Nach OHLE [47] werden in diesen Perioden auch verstärkt Assimilate wieder abgegeben. Bessere Umrechnungsgrundlagen auf die Tagesproduktion liessen sich mit einer 2–3stündigen Exposition in der optimalen Zeit zwischen 10 und 12–13 Uhr unter Berücksichtigung der Lichtkurve erhalten oder durch eine Exposition über den ganzen Tag von einer Stunde nach Sonnenaufgang bis eine Stunde vor Sonnenuntergang.

4.332 Die Primärproduktion im Rotsee

In Abb. 47 sind die Werte der Primärproduktion in räumlicher und zeitlicher Abfolge dargestellt. Auf eine eigentliche Isoplethendarstellung wurde in Berücksichtigung des Stichprobencharakters der Einzelmessung verzichtet. Die in der Tabelle eingetragenen Zahlen sind die in der Hellflasche gemessenen Werte. Bewusst wurde auf eine Differenzbildung zu den Dunkelwerten verzichtet, weil jeder Einbau von C-Atomen in organische Substanz zu einer Erhöhung derselben beiträgt.

Abb. 47. Primärproduktionsraten (Hellwerte), $\text{mg C}_{\text{ass}}/\text{m}^3\text{h}$ im Rotsee.

Die oberste Schicht von 0 bis 2,5 m ist Träger der physiologisch «hochaktiven» Planktonpopulation. In ihr wird der grösste Teil der Phytoplanktonbiomasse aufgebaut. Die Hauptvegetationszeiten fallen in den frühen Frühling und in kleinerem Masse auf die Sommermonate. Im Januar 1970 finden sich extreme Maxima unter dem Eis. Sie weisen aber eine sehr kleine Tiefenausdehnung auf.

Die *Korrelationsanalyse* (Tab. 19) zeigt hohe KK zur Biomasse, zu den Dunkelwerten (siehe Appendix), zu den PP- und PN-Werten. Auf die Beziehung zu den Bakterien wird auf Seite 492 eingetreten. Eine negative K zu Phosphat und Nitrat besteht nur in der Schicht 2,5 m, wo auch eine negative K zu Ammonium beobachtet wird. Daneben lässt sich ein KK von 0,52 zu gelöstem Eisen feststellen.

Tab. 19. K-Analyse zum Bezugsparameter Primärproduktion (Hellwerte), Rotsee.

	-0,4	-0,5	-0,6	-0,7	-0,8	-0,9	1	1	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4
0m			GEHPF				PRH		PRD BIOM CRYPT	PN PP	PLAT MF GLOLO GELOP GEHP	GELOL	PFE	
1m							PRH			PRD	PFE	SAUER BIOM		
2,5m		GEHP	PHAT AMMON SEV	STO ₂			PRH		KONJU		TEMP			
		PLAT	KAPPA											
5m							PRH							
14m	PFE				TEMP		PRH	PRD					MF PLAT

Abb. 48. Quadratmeterwerte der Primärproduktion (0–5 m) mg C_{ass}/m²h (—), Quotient Maximalwert durch Mittelwert (---), Rotsee.

In Abb. 48 sind die Assimilationsleistungen unter 1 m² Seeoberfläche aufgezeichnet (Berechnung mit Programm «Profil»). Sie zeigen eine ausgeprägte Spitze im Frühjahr 1969, eine kleinere Sommerspitze 1969 und eine weitere Spitze im Januar 1970. Der Quotient von Maximalwert zu Mittelwert, der ein Mass für den Verlauf der Kurve darstellt, erreicht im Januar 1970 einen Wert von 7,6, d.h. dass die hauptproduktive Schicht eine geringe Mächtigkeit aufweist. Dieser Quotient eignet sich bei eingipfligen Kurven gut zu der von FINDENEGG [16] vorgeschlagenen Seencharakterisierung mit der vertikalen Verteilung der Primärproduktion.

4.333 Die Primärproduktion im Vierwaldstättersee

Abb. 49 zeigt das Raum-Zeit-Diagramm der Primärproduktionshellwerte im Vierwaldstättersee. Auf ein ausgeprägtes Frühjahrsmaximum folgen ein Minimum im Juni und Juli 1969 und ein weiteres Spätsommermaximum. Die Schicht höchster Produktion liegt meistens bei 2,5 m Tiefe. Ein einzelner hoher Wert im August 1969 in 10 m Tiefe von 34,8 mgC/m³h konnte auf die Anwesenheit einer Einschichtung von *Oscillatoria rubescens* zurückgeführt werden.

Die Primärproduktionswerte liegen höher als die von GÄCHTER [19] mitgeteilten. Die Meßstelle der vorliegenden Untersuchung ist allerdings um einige hundert Meter in die Bucht hinein verschoben. Es ist auch möglich, dass diese Erhöhung nicht ausschliesslich auf eine erhöhte Abwasserbelastung, sondern auf eine tiefergreifendere Zirkulation zurückzuführen ist. Dass diese Durchmischungstiefen im Vierwaldstättersee grossen Schwankungen unterliegen, hat AMBÜHL [4] gezeigt.

GERLETTI [20] hat festgestellt, dass im tiefen Lago Maggiore die jeweilige Vollzirkulationstiefe eine wichtige Rolle für die Produktion im nächsten Jahr spielt.

Für direkte Schlüsse auf die trophische Entwicklung müsste eine längere Zeitperiode berücksichtigt werden.

Die *K-Analyse* (Tab. 20) zeigt eine sehr enge Verknüpfung mit den Produktionsparametern, namentlich einen hohen KK zur Temperatur, der anzeigt, dass im Vierwaldstättersee die Temperatur eine wesentliche Rolle bei der Primärproduktion spielt. Negative KK liegen zu Nitrat in 0 m und zu Phosphat in allen Tiefen bis 5 m vor. Die Primärproduktion (Hellwerte) ist immer mit der Primärproduktion Dunkel korreliert bis zu 10 m Tiefe.

Abb. 49. Primärproduktionsraten (Hellwerte) mg C_{ass}/m³h im Vierwaldstättersee.

5. Produktion in Beziehung zur Destruktion

Unter Mineralisation versteht man den Abbau energiereicher chemischer Verbindungen in energieärmere. Dieser Abbau kann rein chemisch oder mit Hilfe von Organismen (Destruktion) erfolgen. Bei der Destruktion wird ein Teil wieder im Baustoffwechsel zu sekundärer Biomasse heterotropher Organismen aufgebaut. Die sekundäre Biomasse ist in der Regel kleiner als die autotroph gebildete Biomasse. Dies lässt sich in wenig belasteten Seen deutlich erkennen (PAVONI [54]).

Die heterotrophe Biomasseproduktion kann erst dann die autotrophe überwiegen, wenn grössere Mengen assimilierbaren Substrates allochthonen Ursprungs oder aus Rückführungen vom Bodensediment vorhanden sind. Ein solches Beispiel beschrieben KUZNEZOV und ROMANENKO [37] für den Rybinsk-Stausee.

In der Produktionsbiologie von Seen kann man nur dann Zusammenhänge erkennen und Wertungen setzen, wenn der Energiefluss nicht nur bis zum aufgebauten Organismus (mit energiereichen chemischen Verbindungen), sondern bis zur Remineralisation und zum Aufbau von sekundärer heterotropher Biomasse verfolgt wird. Es genügt daher nicht, nur die Folgeerscheinungen dieser Vorgänge wie Sauerstoffdefizite, CO₂-Akkumulierung usw. festzustellen.

Die energetische Grundlage (Substrat) für heterotrophes Wachstum sind organische energiereiche Verbindungen. Diese können in einem See in partikulärer Form als «standing crop» und Detritus, oder in gelöster Form als Exkretions- oder Autolyseprodukte vorliegen. Gelöste Substrate stehen für die planktische Bakterienflora als Substrate im Vordergrund.

5.1 Exkretion und Autolyse des Phytoplanktons

Der Herkunft organisch gelöster Komponenten und ihrer ökologischen Bedeutung sind schon viele Untersuchungen gewidmet worden (FOGG et al. [18], PROVASOLI [57], HELLEBUST [25], NALEWAJKO [43] und HOOD [29]). Nach FOGG et al. [18] exkretie-

Tab. 20. K-Analyse zum Bezugsparameter Primärproduktionshellwerte, Vierwaldstättersee.

	-0,4	-0,5	-0,6	-0,7	-0,8	-0,9	1	1	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4
0m	PHAT	SBV				SiO ₂	PRH	TEMP	MF PH	PRD	SAUER PH GESE GELOP		NITRI	
2,5m					RG	NITRA	PRH	TEMP PRD	MF PH	FN FLAT	GESE SAUER	GELOP		
5m		VG GESE	RG SiO ₂				PRH				TEMP		PRD PH	GELOP
10m		PHAT							NITRI		SAUER	FN		
	NITRI						PRH	PRD	FN FLAT PH FFE			PP GESE		
15m		TEMP	MF				PRH				SAUER	PH	FN	
												RG SiO ₂ SAUER	RG	

ren Plankter organische Säuren, die für Bakterien leicht assimilierbar sind. Für Exkretionsprodukte wie Glukose und Acetat wurde von HOBIE und WRIGHT [27] nachgewiesen, dass die Aufnahmegeschwindigkeiten sehr gross sind. Tatsächlich können in einem Gewässer, wie ALLAN [1] und WEINMANN [82] feststellten, nur äusserst geringe Zuckermengen, z.B. Glukose, nachgewiesen werden. Für Aminosäuren hat GÖCKE [21] an bakterienhaltigen und bakterienfreien Kulturen von *Scenedesmus quadricauda* experimentell nachgewiesen, dass in der bakterienhaltigen Kultur bedeutend kleinere Mengen an freien Aminosäuren akkumuliert werden, so dass auch diese in relativ kleinen Konzentrationen auftreten. Daneben gibt es aber auch schwerer angreifbare Verbindungen, hauptsächlich Huminsäuren.

Im Zusammenhang mit den Phosphor- und Stickstoffpartikuläranalysen (STADELMANN [73]) wurden auch deren gelöste organische Komponenten bestimmt.

Die Bestimmung gelöster organischer Stoffe im Seewasser bietet in methodischer Hinsicht einige Schwierigkeiten. Es ist möglich, dass die relativ hohen Werte zum Teil durch Platzen von Zellen bei der Filtration entstanden sind. Dieser Verdacht liegt insbesondere nahe bei der Untersuchung im Januar 1970 im Rotsee, wo etwa 1700 µg/l gefunden wurden. Die Planktonpopulation bestand zu dieser Zeit vor allem aus Flagellaten, Rhodomonas und Cryptomonas, die für druckempfindliche Zellwände bekannt sind (VOLLENWEIDER [80]). Ein direkter Nachweis von Verlusten wurde mit der ¹⁴C-Methode von ARTHUR et al. [6] erbracht. Die Fehlergrösse ist jedoch von der Art der Plankter abhängig, dadurch ist sie inkonstant.

In Abb. 50 und 51 sind die *gelösten organischen Stickstoffverbindungen* im Raum-Zeit-Diagramm für die beiden Seen dargestellt.

Nach STADELMANN [73] überwiegt in der Horwer Bucht der partikuläre organische Stickstoff mit Ausnahme in den Wintermonaten den gelösten organischen Stickstoff pro 1 m² Seeoberfläche. Im Rotsee überwiegt entsprechend der Produktionszahlen im Januar bis im April 1969 und 1970 der partikuläre Stickstoff und in den übrigen Monaten der organisch gelöste Stickstoff. In beiden Seen ist aber der Wert der besprochenen Komponenten in derselben Grössenordnung.

Diskussion

Bei Absenz von Mineralisation und Wiederaufbau müsste die gelöste organische Substanz die Aufsummierung aller Exkretions- und Autolyseprodukte während der Stagnation darstellen. Nach OHLE [48] und Messungen von BLOESCH (mündliche Mitteilung) kann von der vorhandenen Primärproduktion nur ein kleinerer Teil im Sediment aufgefangen werden. Wenn in einem See eine grosse Biomasse mit entsprechend grosser Exkretions- und Autolyseleistung vorhanden ist und nur kleine Sedimentationsraten und relativ kleine Werte organisch gelöster Substanz festgestellt werden, können diese Verhältnisse nur in der Weise verstanden werden, dass organische Substanz, die frei wird, ausserordentlich rasch mineralisiert und rezirkuliert wird (NALEWAJKO [43]).

Wenn man die teilweise hohen Exkretionsleistungen der Algen in der Schicht höchster Produktion berücksichtigt, so müssten auch die gelösten organischen Komponenten (gelöst organisch N und P) wesentlich höhere Unterschiede in der Vertikalverteilung zeigen. Dies ist nicht der Fall und stellt daher einen weiteren Hinweis für die Leistungsfähigkeit der Bakterienpopulation in der trophogenen Schicht dar.

Abb. 50. Gelöster organischer Stickstoff, $\mu\text{g N/l}$ im Rotsee. Abb. 51. Gelöster organischer Stickstoff, $\mu\text{g N/l}$ im Vierwaldstättersee.

Auf den ersten Blick ist es enttäuschend, dass vergleichsweise zu den Bakterienzahlen, insbesondere den Membranfilterzahlen, in beiden Seen keine KK im Jahreszyklus bestehen. Bezüglich Plattenzahlen besteht im Rotsee ein relativ niedriger KK von 0,58 zu gelöstem organischem Stickstoff. Es gibt allerdings einige Ausnahmen, so z. B. im Oktober 1969, als bei hohen Membranfilterzahlen minimale Zahlen gelösten organischen Stickstoffs vorhanden waren.

Eine ähnliche Diskrepanz zwischen gelöstem organischem Stickstoff und dessen Verwertung durch Bakterien findet sich im marinen Bereich, wo im Durchschnitt 1 mgC/l gelöst vorliegen (KALLE [33]). Für das Epilimnion im Süßwasser können diese relativ hohen gelösten organischen Substratwerte folgendermassen erklärt werden:

Nach WEINMANN [82] liegt der grösste Anteil der gelösten organischen Substanz höher molekular, vornehmlich als Huminsäuren vor, die nicht direkt von Bakterien angreifbar sind. Es besteht im See ein gewisses Niveau der organischen Substanz, das für die bakterielle Mineralisation schwer verwertbar ist. Die relativ hohen Werte

gelöster organischer Substanz sind demnach die «aufsummierten» schwerer angreifbaren organischen Verbindungen.

Die Bakterienpopulation bezieht ihr Substrat vornehmlich aus frischer organischer Substanz, d.h. aus Substanz, die unmittelbar durch Autolyse und Exkretion frei wird. Erst wenn diese nur noch in kleineren Mengen anfällt, wird auf das vorhandene organisch gelöste Niveau zurückgegriffen.

5.2 Morphologie der Bakterien des freien Wassers

Es hiesse Ursache und Wirkung vertauschen, wollte man die mikrobiologischen Vorgänge in einem See nur auf Grund chemischer Messungen interpretieren. Voraussetzung zum Verständnis dynamischer Zusammenhänge ist die Kenntnis der Organismen, die Veränderungen des Chemismus des Biotops weitgehend mitbestimmen. Neben der Bakterienbiomasse ist auch das morphologische Erscheinungsbild eine «Antwort» der Bakterienflora auf die Substratverhältnisse.

5.21 Planktische Bakterien

Das Wasser ist als natürlicher Standort der Mikroorganismen für deren Nährstoffbedürfnisse unteroptimal. Die charakteristische Form der allochthonen heterotrophen Mikroflora liegt physiologisch in «Wartestellung» oder wie Waksman (aus JANNASCH [32]) definierte, als «waiting cells» vor. Diese latent vorhandenen, sozusagen auf «Sparflamme» metabolisierenden Bakterien werden nach Winogradsky (aus JANNASCH [32]) auch als «zymogen» bezeichnet.

Die Gesamtheit der Population weist eine ungeheuer grosse ökologische Valenz auf, d.h. aus einer Vielzahl von physiologischen Gruppen wird diejenige mobilisiert, die dem Nährstoffangebot entsprechende enzymatische Ausrüstung besitzt. Es handelt sich dabei um eine von WUHRMANN [83] als «soziologische Adaptation» bezeichnete Erscheinung. Der Begriff «Adaptation» ist dabei bezüglich der Biozönose als Gesamtheit zu verstehen.

Der grösste Teil der aquatischen Bakterien kommt freischwimmend vor. Das Erscheinungsbild kann je nach Nährstoffangebot stark variieren.

Abb. 52. Kokken und kurze Stäbchenformen auf Membranfilterpräparat (2,5 m Tiefe) aus dem Vierwaldstättersee (Vergrösserung etwa 1800 $\times$, Phasenkontrast).

Die *zymogenen Keime* sind durchwegs klein, in der Grössenordnung von 0,3 bis 1 μ . Besondere Schwierigkeiten bereitet die Erkennbarkeit der «zymogenen» Keime in nährstoffarmen Gewässern. In Abb. 52 ist ein Membranfilterpräparat mit zymogenen Bakterien aus dem Vierwaldstättersee dargestellt.

Zur Verifizierung dieser sehr kleinen Formen wurde eine Probe aus dem Vierwaldstättersee vom April 1967 unter dem Elektronenmikroskop untersucht. Das Seewasser wurde dabei mit 5prozentigem Formol fixiert, mit membranfiltriertem (0,1 μ) Wasser 10fach verdünnt und 0,02 ml auf einem Formvardfilm im Wasserstrahlvakuum eingedampft. Das Übersichtsbild aus dem Elektronenmikroskop (Abb. 53) lässt erkennen, dass die vorliegenden Partikeln gleich gross wie die auf den Membranfiltern ausgezählten Partikeln sind. Bei 18000facher Vergrösserung (Abb. 54) erkennt man Bakterien mit einer scharf abgegrenzten Zellwand und einem leicht geschrumpften Plasmakörper. Die Grösse der Partikeln liegt bei 0,3–0,4 μ .

Elektronenmikroskopische Untersuchungen sollten Bestandteil einer ausgedehnten morphologischen Abklärung der Veränderlichkeit allochthoner Bakterienflora im Vorfluter sein. Solche Untersuchungen über gestielte Bakterien wurden von HIRSCH [26] durchgeführt.

Ein wesentlich anderes Bild fanden wir im Rotsee, wo eine viel höhere Bakterien-dichte aufgefunden wurde als im Vierwaldstättersee (siehe Seite 491). Die Einzelzellen sind entsprechend der höheren Substratkonzentration grösser und daher auch leichter erkennbar.

Als Beispiel wird in Abb. 55 eine Lebendaufnahme der Population vom 17. Januar 1970 aus 0 m angeführt. Im Vergleich zur Planktondichte ist die Bakterienzahl ausserordentlich hoch. Wir sehen hier, wie schwierig die Formen zu erkennen sind, weil nur der kleinste Teil der Bakterien in einer Bildebene liegt.

Abb. 53. Zymogene Keime (elektronenmikroskopische Aufnahme, Übersichtsbild), Vierwaldstättersee, 0 m Tiefe (Vergrösserung etwa 3000 $\times$).

Abb. 54. Zymogene Keime: Kokkenformen ($0,3 \mu$), Vierwaldstättersee, 0 m Tiefe (elektronenmikroskopische Aufnahme, Vergrösserung etwa $18000\times$).

Abb. 55. Lebendaufnahme (normale Wasserprobe): Die beiden planktischen Flagellaten sind *Chlamydomonas* sp. (20μ Länge). Grösse der Bakterien $1-2 \mu$. 17. 1. 70, 0 m Tiefe, Rotsee (Vergrösserung etwa $800\times$, Phasenkontrast).

Im Rotsee traten sehr oft fädige, ausserordentlich dünne Bakterien (Durchmesser $0,1-0,2\ \mu$) auf; gleichzeitig fanden sich kleine Anhäufungen von Spirillen (Abb. 56). Im Epilimnion des Rotsees können aber auch grössere Spirillen vorkommen (Abb. 57). Die sehr langen dünnen Formen sind auch im Hypolimnion vertreten, wo die bakterielle Besiedelung ausserordentlich hohe Werte erreicht (Abb. 58).

Abb. 56: Lebendaufnahme: Fädiges Bakterium (1). (Länge bis über $50\ \mu$, Durchmesser $0,1-0,2\ \mu$). Rechts davon sind Spirillenformen (2) von sehr grosser Schraubenbreite zu erkennen. April 1969, 2,5 m Tiefe, Rotsee (Vergrösserung etwa $800\times$, Phasenkontrast).

Abb. 57: Lebendaufnahme: Spirillenformen (1) aus dem Epilimnion. April 1969, 0 m Tiefe, Rotsee (Vergrösserung etwa $1250\times$, Phasenkontrast).

Abb. 58: Lebendaufnahme: Bakterien aus dem Hypolimnion (14 m Tiefe). April 1969, 14 m Tiefe, Rotsee (Vergrösserung etwa $1000\times$, Phasenkontrast).

5.22 Aufwuchsformen

Unter Aufwuchsformen werden Verbände verstanden, die im Innern grössere organische oder anorganische Partikel erkennen lassen. Ihr Vorkommen kann standortbedingt sein. In Seen mit kleineren Substratkonzentrationen entstehen Aufwuchspartikel aus Mangelercheinungen. Die Aufnahme aus dem Vierwaldstättersee vom Februar 1969 (Abb. 59) ist ein Beispiel dafür. Andererseits finden sich Aufwuchskörper auch in stark belasteten Gewässern, wo Bakterien sich auf eingeschwemmten organischen Partikeln ansiedeln.

Bakterienaufwuchs auf Phytoplankton ist bei intakten Populationen kaum zu beobachten, hingegen tritt bakterielle Zersetzung von Phytoplankton nach Wasserblüten und unterhalb der maximalproduktiven Schicht auf. Abb. 60 stammt aus dem Rotsee aus 5 m Tiefe vom März 1970. Es handelt sich dabei um eine Flagellatenzelle, die stark mit Bakterien besetzt ist.

Abb. 59: Aufwuchspartikel auf Membranfilterpräparat. Februar 1969, 0 m Tiefe, Vierwaldstättersee (Vergrößerung etwa $800\times$, Phasenkontrast).

Abb. 60. Bakterielle Destruktion eines Plankters im Metalimnion. März 1970, 5 m Tiefe, Rotsee (Vergrößerung etwa $1250\times$, Membranfilterpräparat, Phasenkontrast).

5.23 Zoogloen

Zoogloen sind Zellansammlungen ohne Aufwuchskern. Meistens sind sie artbestimmt. Typisch ist das Auftreten von Zoogloen in Gewässern mit hoher Substratkonzentration und im speziellen Milieu, wie die Beispiele aus dem Rotsee demonstrieren.

Eine spezielle Zoogloenform aus dem Rotsee ist in Abb. 61 neben fädigen Bakterienformen zu beobachten.

Auf weitere Zoogloen aus dem Rotsee, wie *Thiopedia rosea*, *Leptothrix pseudovacuo-lata* und *Lamprocystis roseopersicina* soll später (siehe Seiten 483, 485, 488) noch eingegangen werden.

Auch im Vierwaldstättersee traten zeitweise Zoogloen spezieller Art auf. Abb. 62 zeigt die auch in PAVONI [53] beschriebene Form *Planktomyces bekefii* Gimesi, ein gestieltes Bakterium, das im Vierwaldstättersee relativ oft beobachtet werden kann. Solche sternbildende gestielte Bakterien werden in meeresbakteriologischen Arbeiten (KRISS [34]) verschiedentlich und in grosser Formenmannigfaltigkeit angeführt.

Abb. 61: Zoogloenform, Membranfilterpräparat. Februar 1970, 5 m Tiefe, Rotsee (Vergrößerung etwa 1000 $\times$, Phasenkontrast).

Abb. 62. *Planktomyces bekefi* Gimesi, gestieltes, sternbildendes Bakterium, Zelldurchmesser 0,8–1 μ . September 1969, 7,5 m Tiefe, Vierwaldstättersee (Vergrößerung etwa 1500 $\times$, Phasenkontrast, Membranfilterpräparat).

5.24 Spezielle Formen aus dem Rotsee

Thiopedia rosea Winogradsky

Die auffälligste Form der hypolimnischen Bakterien im Rotsee ist *Thiopedia rosea* Winogradsky (HUBER-PESTALOZZI [30]) (Abb. 63). *Thiopedia* gehört zu den Thiorhodaceen. Dies sind photosynthetisierende Bakterien, die Kohlenstoff fixieren unter Ausnützung von Schwefelwasserstoff, Thiosulfat oder molekularem Wasserstoff als Wasserstoffdonatoren. Die CO₂-Fixierung kann über den Calvin-Zyklus oder andere Carboxylierungsmechanismen (SCHLEGEL [66]) erfolgen. Neben der CO₂-Fixierung kann aber auch Kohlenstoff in Form von stark reduzierten organischen Verbindungen (Fettsäuren) assimiliert werden (SCHLEGEL [67]).

Zur Jahreskurve von *Thiopedia rosea*:

Nach Utermöhl (aus HUBER-PESTALOZZI [30]) ist *Thiopedia* in hohem Masse mikroaerophil. Das in Abb. 64 angegebene Raum-Zeit-Diagramm ist eine Bestätigung dieser Eigenschaft. Scheinbare Ausnahmen (April 1969, Februar und März 1970), wo *Thiopedia* in Schichten mit höheren Sauerstoffgehalten vorkamen, sind durch die Zirkulation der Wassermassen entstanden.

Die Maximalwerte «tasten» sozusagen die Grenze Sauerstoff–Schwefelwasserstoff über das ganze Jahr ab (eingezeichnet in Abb. 64). Aus den Bedürfnissen des Stoffwechsels, dass Schwefelwasserstoff als H-Donator vorhanden sein muss, kann das maximale Auftreten im März 1969 in 14 m Tiefe und im Juni 1969 in 7,5 m Tiefe erklärt werden. Vom Juli bis zum September 1969 traten praktisch keine *Thiopedia*-zellen im Hypolimnion auf. Im November begann die Herbstzirkulation, die eine Sauerstoffverfrachtung in die Tiefe brachte und damit das Auftreten von *Thiopedia* hervorrief. Eine besonders interessante Situation zeigte sich im Dezember 1969, als eine Zirkulation fast über die ganze Wassersäule stattfand. Aus dem Schlamm aus-

Abb. 63. *Thiopedia rosea*: Ansammlung von tafelförmig angeordneten Zellen (1). Die Färbung ist relativ schwach, nur an der Zellperipherie verstärkt. Die Zellen sind leicht ellipsoid, mit einem Durchmesser von 1,5–2 μ . In einzelnen Zellen können in den Polarkappen Schwefelkörner beobachtet werden.

In der Mitte findet sich eine ausserordentlich grosse Spirillenform, mit 2 Schwefelkörnern (2). Lebendpräparat aus dem Hypolimnion. Januar 1970, 14 m Tiefe, Rotsee (Vergrösserung etwa 1000 $\times$, Phasenkontrast).

Abb. 64. *Thiopedia rosea*, 10³ Zellen/ml, Rotsee. Hellgrauer Raster: Sauerstoffgehalt kleiner als 1 mg/l. Dunkelgrauer Raster: *Thiopedia*-anhäufungen.

tretend (nach Utermöhl aus HUBER-PESTALOZZI [30] kommt *Thiopedia* in grossen Mengen auch in anaerobem Schlamm vor), wurden *Thiopedia*-Zellen in grosser Zahl ins Epilimnion bis auf 0 m hochgetragen. Die zu erwartende homogene Verteilung trat aber nicht ein, indem in 5 m Tiefe ein relatives Maximum auftrat, was die wahrscheinlich optimalen Lichtverhältnisse in dieser Tiefe widerspiegelt. Die Sauerstoffwerte betrugen im Dezember über die ganze Wassersäule weniger als 1 mg/l. Dadurch wurde die Massenentfaltung von *Thiopedia* ausgelöst. Im Januar 1970 trat bei dem sehr hohen Schwefelwasserstoffwert von 13,1 mg/l das absolute Maximum der *Thiopedia*-Entwicklung mit 373 000 Zellen/ml auf. Diese Probe war dadurch makroskopisch intensiv blaurot gefärbt. Einen Monat später, im Februar, war der Schwefelwasserstoffgehalt von 13,1 mg/l auf 1 mg/l abgesunken, was auf eine intensive Ausnützung des Schwefelwasserstoffs als Wasserstoffdonator schliessen liess.

Diskussion

Die Produktionswerte der ^{14}C -Messung in 14 m Tiefe widerspiegeln das Auftreten der photomixotrophen Bakterien, wie *Thiopedia* und *Lamprocystis* (siehe Seite 486). So traten im März und April 1969 Werte von 4 bis 5 mgC/m³h und im Januar, Februar und März 1970 5 bis 10 mgC/m³h auf. Im Januar wurde eine Probe aus 14 m Tiefe in 5 m Tiefe exponiert, d.h. sie wurde einer erhöhten Lichtintensität ausgesetzt. Dabei wurde festgestellt, dass in dieser Probe 34,2 mgC/m³h eingebaut wurden; dies ist der 6fache Wert der Produktion in 14 m. Daraus lässt sich schliessen, dass im natürlichen Vorkommen, in der äusserst schwach belichteten Tiefe von 14 m, die Produktion weit unterhalb der Produktivität der Organismen liegt.

Erstaunlich ist die Tatsache, dass *Thiopedia rosea* ihre maximale Entwicklung in 14 m Tiefe aufwies, wo mit den angewandten Mitteln kein Licht mehr gemessen werden konnte. Offenbar ist *Thiopedia* auf äusserst geringe Lichtmengen sensibilisiert. Nach SCHLEGEL [67] können die Thiorhodaceen neben Infrarot mit Hilfe von Karotinoiden Licht im sichtbaren Bereich zwischen 400 und 600 nm absorbieren und dadurch die photosynthetische Leistung erbringen, d.h. in jenem Wellenlängenbereich, aus dem das schwache Licht in tieferen Schichten besteht. Das grüne Licht (1% VG 9 [= 525 nm]) drang im allgemeinen in den Monaten am tiefsten ein, in denen hypolimnische *Thiopedia*-Maxima zu beobachten waren.

Es ist nicht anzunehmen, dass diese *Thiopedia*-Maxima ausschliesslich auf die Verwertung reduzierter organischer Verbindungen, also auf heterotrophes Wachstum, zurückzuführen sind. Eine entsprechende sensible In-situ-Lichtmessung würde über diesen Punkt weitere Klarheit schaffen.

Wollte man eine Priorität der begrenzenden Faktoren über das Auftreten von *Thiopedia* aufstellen, müsste man den Schwefelwasserstoffgehalt an erste Stelle setzen. Bezüglich Produktivität ist aber Licht im grünen Bereich ausschlaggebend.

Lamprocystis roseopersicina

In Abb. 66 ist das Auftreten von *Lamprocystis* aufgetragen. Auch dieses Bakterium gehört zu den Thiorhodaceen. Zusammen mit den *Thiopedia*-Zellen wurden auch Massenentfaltungen von *Lamprocystis roseopersicina* beobachtet (Abb. 65). Parallel zur Massenentfaltung in 7,5 m Tiefe von über 100 000 *Thiopedia*-Zellen im Juni 1969 traten 19 000 *Lamprocystis*-Zellen/ml auf. Eine zweite kleinere Entwicklung fand sich

Abb. 65. *Lamprocystis roseopersicina*: Ungeordnete Zellhaufen (1) neben tafelförmigen Ansammlungen von *Thiopedia*zellen (2). Januar 1970, 14 m Tiefe, Rotsee (Vergrößerung etwa 1250 $\times$, Lebendpräparat, Phasenkontrast).

Abb. 66. *Lamprocystis roseopersicina*, Rotsee.

im Oktober 1969 mit 7800 Zellen/ml *Lamprocystis* in 7,5 m Tiefe. Gleichzeitig mit der Massentfaltung von *Thiopedia rosea* im Januar 1970 in 14 m Tiefe fanden sich 26300 *Lamprocystis*zellen/ml. Diese Population hatte eine grosse Stoffwechselaktivität. Dies zeigte sich in einem sehr hohen Primärproduktionswert von 10 mgC/m³h.

Chromatium densegranulatum Skuja (*Chromatium Linsbaueri* Gickhorn)

In Abb. 67 ist diese von SKUJA [71] beschriebene *Chromatium*art ersichtlich. Nach ihm sind die beiden oben erwähnten Arten ausserordentlich schwierig auseinanderzu-

Abb. 67. *Chromatium densegranulatum* Skuja. Länge etwa 12 μ , Breite etwa 6 μ . April 1969, 5 m Tiefe, Rotsee (Lebendaufnahme, Vergrößerung etwa 1 250 $\times$, Phasenkontrast).

halten, sie sind wahrscheinlich sogar identisch. Die beobachteten Zellen waren 12–15 μ lang und 6–8 μ breit. In den Granula entsprachen sie den von SKUJA angegebenen *Chromatium densegranulatum*. Die Farbe war schwach ausgeprägt, so dass die Konturen erst im Phasenkontrastbild hervortraten.

Die beobachteten Zellen wiesen einen ziemlich ausgeprägten kleinen Hof auf. Die von HUBER-PESTALOZZI [30] beschriebenen lichtbrechenden amorphen Kügelchen (CaCO_3) konnten auch festgestellt werden.

Abb. 68. *Chromatium densegranulatum*, Zellen/ml, Rotsee.

In Abb. 68 ist das Raum-Zeit-Diagramm des Chromatiums dargestellt. Es fanden sich 2 maximale Anhäufungen im April 1969 in 2,5 m Tiefe und im Juli 1969 in 5 m Tiefe.

Vergleicht man das Auftreten des Chromatiums mit der von STADELMANN [73] angegebenen Nitritkonzentrationen (Abb. 69), stellt man fest, dass beide Zellmaxima mit den epilimnischen Nitritmaxima zusammenfallen. Das Nitritmaximum war auf Nitrifikation zurückzuführen, da gleichzeitig hohe Konzentrationen von Ammonium vorlagen. Diese räumlich-zeitliche Übereinstimmung lässt vermuten, dass *Chromatium densegranulatum* an der Nitrifikation beteiligt ist.

Abb. 69. Nitritkonzentration ($\mu\text{g NO}_3\text{-N/l}$) des Rotsees (nach STADELMANN 1971).

Abb. 70. *Leptothrix pseudovacuoleta*. Es lässt sich die Scheidenbildung erkennen sowie das Austreten der Einzelzellen aus den Scheiden. Februar 1970, 2,5 m Tiefe, Rotsee (Vergrößerung etwa 2000 $\times$, Phasenkontrast).

Leptothrix sp. (cf. *pseudovacuoleta* [Berfiliev] Dorff)

Im Rotsee trat diese *Leptothrix*-form recht häufig auf. In Abb. 70 ist ein *Leptothrix*-faden dargestellt. Die Fadenlängen variierten im Laufe des Jahres ziemlich stark, so waren sie im April 1969 sehr kurz, während sie mit inkrustierter Scheide (September und Oktober 1969) grössere Längen erreichten. Nach SKUJA [71] gibt es zwei verschiedene Arten, eine in Spiralforn auftretende und eine leicht gebogene. Die im Rotsee beobachteten *Leptothrix-pseudovacuoleta*-Fäden waren durchwegs gerade. Die Zellgrösse und die Anzahl der Pseudovakuolen kann stark variieren. Die Trichome ohne inkrustierte Scheide sind zwischen 1,5 und 1,8 μ breit. In Trichomen mit inkrustierter Scheide fanden sich weniger Vakuolen als in unbescheideten. Die Vakuolen sind

immer axillär angeordnet. Die Ausbildung der Scheiden war im Vergleich zu der bei SKUJA beschriebenen *Leptothrix pseudovaculolata* auffallend klein, sie erreichte meist nur die doppelte Trichombreite. Die bei HUBER-PESTALOZZI [30] beschriebenen Riesenzellen wurden nicht gefunden. Die Inkrustierung mit Eisenverbindungen liess sich nur an Hand der rötlichbraunen Färbung der Scheiden erkennen.

Abb. 71. *Leptothrix pseudovaculolata*, $10^4 \mu$ Fadenlänge/ml, Rotsee. Zahlen ohne Klammern: Filamente ohne inkrustierte Scheide, Zahlen in Klammern: Filamente mit inkrustierter Scheide.

In Abb. 71 ist das Raum-Zeit-Diagramm der *Leptothrix pseudovaculolata* im Rotsee aufgetragen. Im April fand sich eine Massenfaltung im Hypolimnion, mit einem Maximum von $36 \cdot 10^4 \mu$ Fadenlänge/ml in 7,5 m Tiefe. Im Frühjahr herrschten die wenig inkrustierten Trichome vor. Die Massenfaltung im Frühjahr fiel mit derjenigen von *Thiopedia rosea* zusammen. Durch die Frühjahrszirkulation wurde eine Verteilung durch die Wassersäule hervorgerufen. Das Maximum lag bei einer sehr kleinen Sauerstoffspannung von 1 mg/l vor. Dies stimmt mit den Angaben von HUBER-PESTALOZZI [30] überein, der ein Auftreten von *Leptothrix* im Schlamm bei geringer Sauerstoffspannung beschrieben hat.

Eine zweite hypolimnische Blüte lag im September und Oktober 1969 in 14 und 7,5 m Tiefe vor. Diese Entfaltung wurde ausschliesslich von Formen mit inkrustierter Scheide gebildet. Das Auftreten ist an niedere Temperaturen unterhalb 10°C gebunden, optimale Entwicklungen finden sich bei etwa 7°C . PAVONI [53] beschrieb ebenfalls das Auftreten von *Leptothrix pseudovaculolata* im Winter und im Frühjahr. *Leptothrix* kann sowohl in sauerstoffangereicherten wie in sauerstoffarmen Zonen auftreten. So wurden im April 1969 in 0 m bei einem Sauerstoffgehalt von 12 mg/l noch $1,5 \cdot 10^4 \mu$ Fadenlängen/ml gefunden. Interessant ist das Auftreten von inkrustierten Scheiden bei geringen Sauerstoffgehalten.

In die Scheiden sind nach HUBER-PESTALOZZI [30] Eisen- und Manganverbindungen eingelagert. Zwischen partikulär vorhandenem Eisen und dem Auftreten von *Leptothrix* konnten keine eindeutigen Beziehungen festgestellt werden. Ein einziger Hinweis darauf könnte die Untersuchung vom April 1969 geben, als das partikuläre Eisen über 100 mg/l bei gleichzeitigem Aufbruch des gelösten Eisens betrug.

Abb. 72. Partikulärer Kjeldahl-N ($\mu\text{g N/l}$) des Rotsees (nach STADELMANN 1971).

Diskussion

Abb. 72⁴⁾ zeigt die Verteilung des partikulären Stickstoffs in Isoplethendarstellung. Im Hypolimnion waren ausserordentlich grosse Mengen an partikulärem Stickstoff vorhanden, dessen Vorkommen weitgehend auf die vorhandene hypolimnische Bakterienflora zurückzuführen war. Diese Hypothese erhärtet sich durch die Tatsache, dass parallel zum Auftreten von *Thiopedia rosea* in 14 m Tiefe im Dezember 1969 und Januar 1970 ein starker Anstieg der partikulären Stickstoffzahlen von $710 \mu\text{g/l}$ im November 1969 auf $1200 \mu\text{g/l}$ im Dezember 1969 und auf $1400 \mu\text{g/l}$ im Januar 1970 gefunden wurde.

Es muss mit allem Nachdruck festgestellt werden, dass *dieser partikuläre Stickstoff organismisch fixiert ist* und nur zu einem kleineren Teil als Detritus vorliegt. Auf diesen Sachverhalt soll in der zusammenfassenden Diskussion (siehe Seite 516) noch eingetreten werden.

5.3 Vertikale und jahreszeitliche Verteilung der Bakterien

OVERBECK [51] hat auf Methoden zur deskriptiven Interpretation von Vertikalprofilen hingewiesen und konnte damit einige wesentliche Aussagen zur Dynamik des Stoffkreislaufes im See gewinnen.

In einer früheren Arbeit (SCHEGG und RUSCHKE [65]) wurde ebenfalls versucht, aus Einzelprofilen von Seen verschiedenen Trophiegrades auf die Dynamik des Stoffkreislaufes zu schliessen. Da es sich bei Einzelprofilen immer um Momentaufnahmen handelt, die sich sehr rasch wieder ändern können, wird eine Aneinanderreihung der Einzelprofile, auch unter Vorbehalt grosser Streubreiten, aussagekräftiger für den Handlungsablauf.

⁴⁾ Die Isoplethendarstellung ist der Arbeit von STADELMANN [73] entnommen.

Zur mathematischen Erfassung der Kombinationen verschiedener Isoplethendarstellungen wurde die Korrelationsanalyse über das ganze Jahr in jeder Tiefenstufe durchgeführt. Trotz den Vorteilen des Raum-Zeit-Diagramms ist es aber angebracht, verschiedene Parameter am Vertikalprofil durchzutesten (OVERBECK [51]).

Abb. 73. Membranfilterbakterien, 10^4 Zellen/ml, Rotsee.

5.31 Rotsee

In Abb. 73 ist das Raum-Zeit-Diagramm der Membranfilterbakterien im Epilimnion von 0 bis 5 m dargestellt. Die Zahlen lagen zwischen 600 000 und 4 000 000 Bakterienzellen/ml Probewasser. Die Bakterienzahlen in 14 m Tiefe lagen zwischen 1,7 und 8,3 Mio Zellen/ml. Diese Angabe ist für das Hypolimnion repräsentativ.

Maximale Bakterienzahlen fielen mit grosser Primärproduktion zusammen, was sowohl im Frühling 1969 als auch im Winter und Frühling 1970 ersichtlich ist.

Nach WUHRMANN [83] besteht in der Geschwindigkeit der physiologischen Reaktionen bei psychophilen und mesophilen Mikroorganismen ein Temperaturfaktor pro 10° von 1,5 bis 2,5. Dieser Wert gilt für Reinkulturen. In einer Biozönose (biologische Klärschlammanlagen) ist der Temperaturfaktor bedeutend kleiner (etwa 1,2 pro $10^\circ \Delta t$). Dies wird mit der «soziologischen Adaptation» erklärt, indem für die jeweils selektierte Population relativ optimale Bedingungen vorliegen. Die Grösse, die Zahl und die Umsatzgeschwindigkeit ist aber ausschliesslich vom vorhandenen, leicht assimilierbaren Substrat abhängig. Es ist anzunehmen, dass eine ähnliche Planktonpopulation auch bei höheren Temperaturen keine wesentliche Erhöhung der Umsatzgeschwindigkeit und der Zahl bei gleichbleibendem Substratangebot aufweisen würde.

Auf Grund dieser Überlegungen sind die im Rotsee beobachteten hohen Keimzahlen bei so tiefer Temperatur zu verstehen. In der Vertikalverteilung zeigt sich, dass die maximale Entwicklung meistens in 0 m oder 1 m Tiefe anzutreffen ist. Es ist dies die Zone hoher photosynthetischer Aktivität des Phytoplanktons. Diese Verteilung im Vertikalprofil stellt eine Bestätigung der Befunde von 1967 dar (SCHEGG [63]).

K-Analyse

Die K-Analyse (Tab. 21) zeigt in 0 m einen KK von 0,87 mit den Plattenzahlen, d. h. man kann von einer Konstanz des Verhältnisses von Membranfilterzahlen zu den

Tab. 21. K-Analyse zum Bezugsparameter Membranfilterbakterien, Rotsee.

	-0,4	-0,5	-0,6	-0,7	-0,8	-0,9	1	1	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4
0m		TEMP					NF		PLAT		COLOR PRH	BIOM CRYPT PN KAPPA	PHAT	
1m		PR RG	GESE				NF			PLAT		AMMON KAPPA PP SDV	PHAT	
2,5m		TEMP		VG						PLAT	PHAT			
		GESE					NF					AMMON PP PHAT	PHAT	
5m							NF							
		TEMP												
14m			TEMP				NF						PRH FWD	
		OSLPE		PFE								PLAT		

Plattenzahlen sprechen. In einem eutrophen Gewässer ist die K der Membranfilterzahlen zu den Plattenzahlen eng, da ein grösserer Teil der zymogenen Keime an das höhere Substratangebot des Gussplatten adaptiert ist.

In 0 m bestehen weitere KK der Membranfilterzahlen zur Primärproduktion und ein etwas kleinerer KK zu Biomasse, Cryptomonas und partikulärem Stickstoff. In 1 m Tiefe ist nur noch eine Korrelation zu PN und PP zu beobachten. Schon in 2,5 m Tiefe bestehen diese Zusammenhänge zu den Produktionsparametern nicht mehr. Die von OVERBECK [49] mitgeteilte feste Korrelation zwischen Phytoplankton und Primärproduktion muss dahingehend modifiziert werden, dass diese Beziehung hauptsächlich für die Schicht maximaler Produktion gilt.

Abb. 74. Plattenzahlen, 10² Zellen/ml, Rotsee.

In Abb. 74 sind die Plattenzahlen im Raum-Zeit-Diagramm aufgezeichnet. In den hauptproduktiven Perioden je im Frühjahr 1969 und 1970 fanden sich Anhäufungen

der heterotrophen, auf Tryptonglukoseagar wachsenden Bakterien. Mit dieser Methode wurden nur aerobe heterotrophe Keime bestimmt. Die Messungen in 14 m, im Hypolimnion, ergaben daher nur grössere Werte, wenn noch eine minimale Sauerstoffspannung vorhanden war. Eine solche minimale Sauerstoffspannung war in den Zirkulationen im Frühjahr 1969 und im Dezember 1969 vorhanden. Die epilimnischen Werte deckten sich im wesentlichen mit der Verbreitung der Membranfilterzahlen (KK + 0,87). Die absoluten Zahlen lagen zwischen 1500 und 56800 Zellen/ml.

Die Grössenordnung der auf Platten bestimmten heterotrophen Bakterien wich nicht stark von derjenigen von DÜGGELI [14] auf Heyden-Agar bestimmten Zahlen ab. Die Werte können aber nicht direkt mit denjenigen von DÜGGELI [14] verglichen werden, da die Methodik und die Substratzusammensetzung voneinander abwichen.

Tab. 22. K-Analyse zum Bezugsparameter Plattenzahlen, Rotsee.

	-0,4	-0,5	-0,6	-0,7	-0,8	-0,9	1	1	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4
0m	GELFE			TEMP			PLAT		MF	CRYPT KAPPA	PHAT PRH GESF	STO ₂ GELO ₂ AMON SBV		
									BN	BIOM	PP	ERD		
1m		RG		TEMP			PLAT			MF KAPPA	PHAT	SBV	STO ₂ GELO ₂ AMON	
		PH		GESF						PP	AMON			
		BG			VG					CRYPT	GESF	STO ₂		
2,5m	RG	GESF								MF	PHAT AMON	SBV	STO ₂ GESF	
		PH					PLAT				CRYPT	PP		
		VG												
		BG		TEMP						KAPPA				
		ERD												
5m				TEMP			PLAT					MF	BN	
												SBV		
												PP		
14m	SBV		GELFE				PLAT						PP	PRH
			PPB											
			TEMP									MF		

K-Analyse (Tab. 22)

Es bestehen mehr Korrelationen zwischen den Plattenzahlen und den Produktionsparametern als bei den Membranfilterzahlen, da im Rotsee ein höherer Prozentsatz heterotropher Keime an das angereicherte Nährstoffmedium adaptiert ist als in einem weniger belasteten Gewässer. Insbesondere finden sich KK zwischen den Plattenzahlen und partikulärem Stickstoff, der Biomasse, den Cryptomonaden, der Primärproduktion, dem partikulären Phosphor und den Nährstoffen Phosphat und Ammonium. In 1 m Tiefe ergibt sich dieses Muster, indem die K zu den Cryptomonaden und partikulärem Phosphor höher ausfallen. Dies deutet auf die Abbauvorgänge in der hauptproduktiven Schicht hin.

Ciliaten (Abb. 75)

Die Ciliaten sind neben dem Zooplankton (das in dieser Untersuchung leider unberücksichtigt bleiben musste) Konsumenten von bakteriellem Plankton (RUTTNER [60]). Sie werden als ganze Gruppe zusammengefasst. (Die häufigsten Formen waren

Strombidium sp. und *Coleps* sp.). Ihr Auftreten fiel räumlich und zeitlich mit den Bakterienmaxima zusammen, insbesondere fanden sich Anhäufungen im April 1969 in 1 m Tiefe und im Januar 1970 von 0 bis 2,5 m Tiefe. Das erste grosse Auftreten erreichte im Mai 1969 ein Maximum, während die Bakterien- und Planktonpopulation stark zurückgegangen waren. Die Verteilung über das ganze Jahr zeigte die enge Verknüpfung der Ciliaten mit der als Nahrung dienenden primären und sekundären Biomasse.

Abb. 75. Ciliaten, Zellen/ml, Rotsee.

Abb. 76. Membranfilterbakterien, 10^8 Zellen/ml, Vierwaldstättersee.

5.32 Vierwaldstättersee

In Abb. 76 ist das Raum-Zeit-Diagramm der Membranfilterbakterienzahlen aus dem Vierwaldstättersee aufgetragen. Die Zahlen bewegten sich zwischen 110000 Zellen/ml und 1,8 Mio. Zellen/ml. Sie sind ein «Spiegelbild» der Planktonentwicklung mit beginnender Vegetation im März 1969, einem ersten Maximum im Mai 1969 und einem zweiten Maximum im Oktober 1969. Die Anreicherung im Metalimnion fiel in tiefere Schichten, bis unterhalb 15 m, über. Diese Anreicherung im Metalimnion fiel mit der auf Seite 503 beschriebenen metalimnischen Sauerstoffzehrung zusammen.

Dynamisch betrachtet zeigt es sich, dass aus der Verteilung der Bakterien auf den Abbau der anfallenden organischen Substanz in der trophogenen Schicht geschlossen werden kann.

Ein relatives Maximum in 10 m Tiefe im August 1969 wurde durch eine Einschichtung von *Oscillatoria rubescens* hervorgerufen.

Tab. 23. K-Analyse zum Bezugsparameter Membranfilterbakterien, Vierwaldstättersee.

	-0,4	-0,5	-0,6	-0,7	-0,8	-0,9	1	1	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4
0m		PHAT	SIO ₂		NITRA		MF		PRH	PH	TEMP	PP	PRD	SAUER
		SBV							PH	PLAT	GELOP	GELOP	NITRI	
2,5m		PHAT			SIO ₂	NITRA	MF		PRH	PLAT	PRD	PP	NITRI	PP
		SBV		GESE	VG	BO		TEMP	PH			GESE		
5m		BO		SIO ₂	SBV	NITRA	MF		PH	PP	TEMP		PP	PLAT
		GESE						GESE						
10m		BO	GESE	SBV			MF			TEMP		NITRI	PLAT	
		PHAT	SIO ₂		NITRA							PP		
		VG												
15m	PP	PRH	BO	GESE	SAUER	MF								
	KAPPA	PHAT	VG		SIO ₂			TEMP						

Die *K-Analyse* zeigt bei den Membranfilterbakterien (Tab. 23) eine enge Beziehung zu den Produktionsparametern, insbesondere einen KK von 0,86 zwischen Primärproduktion und Membranfilterbakterien. In 2,5 m Tiefe ist der KK zur Primärproduktion mit 0,87 am höchsten. Die für die Biomasse repräsentativen Parameter PP und PN sind ebenfalls mit den Membranfilterbakterien signifikant korreliert. Interessant ist der über das ganze Epilimnion bestehende hohe negative KK zwischen Membranfilterbakterien und Nitrat; in der maximal trophogenen Schicht, in 2,5 m Tiefe, beträgt er -0,94. Eine direkte Folge der Anwesenheit der Bakterien ist die Sauerstoffzehrung in der betreffenden Schicht. In 15 m Tiefe, wo die Assimilationsbilanz negativ ist, besteht ein hoher negativer KK zwischen Membranfilterbakterien und Sauerstoff von -0,85.

Wie im Rotsee stellt man auch einen KK zwischen den Plattenzahlen und den Membranfilterbakterien fest, er ist aber geringer.

Die Verteilung der Plattenzahlen (Abb. 77) widerspiegelt, wie diejenige der Membranfilterzahlen, die beiden sommerlichen Anhäufungen organischer Substanz durch das Phytoplankton sowie ein Zurückweichen in der Herbstzirkulation und in der Winterstagnation.

Die *K-Analyse* zwischen den Plattenzahlen (Tab. 24) und den untersuchten Werten ergibt, wie bei den Membranfilterbakterien, einen engen Zusammenhang der Bakterienflora zu den Produktionsparametern. Besonders auffällig ist ein KK von 0,82 zur Primärproduktion in 0 m und von 0,73 in 2,5 m Tiefe.

Abb. 77. Plattenzahlen, 10 Zellen/ml, Vierwaldstättersee.

Tab. 24. K-Analyse zum Bezugsparameter Plattenzahlen, Vierwaldstättersee.

	-0,4	-0,5	-0,6	-0,7	-0,8	-0,9	1	1	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4
0m	SBV		NITRA				PLAT			PH MF	SAUER PFE PRD	GESF PFE PRD	NITRI	
2,5m		GESB VG SIO ₂	BO	NITRA			PLAT			PH PRH TEMP PRD	SAUER GESB PFE PRD	GELOP	GELFE	
5m		SIO ₂ KAPPA SBV					PLAT				PH	SAUER TEMP MF		
10m							PLAT		PRH PRD	PW PFE	PH		MF	
15m							PLAT					NITRI PFE		

Schlussfolgerungen

- 1. Die räumlich-zeitliche Verteilung der Bakterien und des Phytoplanktons ist weitgehend übereinstimmend, d.h. das anfallende organische Material bewirkt am Ort seines Aufbaus höhere Bakterienzahlen.
Deduktiv ergibt sich der Schluss, dass in natürlichen Verhältnissen das durch Exkretion und Autolyse freiwerdende Material sofort abgebaut wird. Diese Befunde decken sich mit denjenigen von OVERBECK [49, 50].
- 2. Bildet man eine Rangfolge der KK, ergibt sich für die Bakterien folgendes Bild in der hauptproduktiven Schicht:

Bakterien
 ↓
 Primärproduktion
 ↓
 Biomasse
 ↓
 P- und N-Partikulargehalt.

5.4 Bakterienzahlen und Primärproduktion

In einer früheren Arbeit (SCHEGG [63]) wurden für die beiden untersuchten Seen Resultate zu den Beziehungen zwischen Primärproduktion und Bakterienzahlen mitgeteilt. Die nachfolgenden Kurven sind einerseits als Ergänzung und Vervollständigung, andererseits als Verdeutlichung der mit den KK beschriebenen Beziehungen zu verstehen.

In beiden Seen wurden für diejenige Tiefenstufe, die bezüglich der Primärproduktion Maximalwerte aufwies (im Rotsee 0 m und im Vierwaldstättersee 2,5 m), die Membranfilterbakterien gegen die Biomasse und die Primärproduktion aufgetragen.

Abb. 78. (—) Membranfilterzahlen, 10^6 Zellen/ml, (---) Primärproduktion Hell, $\text{mg C}_{\text{ass}}/\text{m}^3\text{h}$ (— · —) Biomasse Phytoplankton, $\mu\text{g}/\text{ml}$, 0 m Tiefe, Rotsee.

In Abb. 78 sind die Werte aus dem Rotsee dargestellt. Die Kurven der drei Parameter laufen weitgehend parallel. Abweichungen finden sich im Juli 1969 und im März 1970, wo die Biomasse eine andere Kurvenform aufweist.

Die analoge Zusammenstellung aus dem Vierwaldstättersee (Abb. 79) ergibt im Prinzip den gleichen gemeinsamen Kurvenverlauf. Entsprechend der Planktonkurve ergeben sich zwei Maxima, nämlich das erste im Frühjahr und das zweite im Spätsommer. Diese Beobachtung der doppelten Maxima in der Bakterienkurve wird unter anderen Autoren auch von DEUFEL [11], OVERBECK [49] und POTAENKO [55] gemacht. Auch im Vierwaldstättersee kann ein Divergieren zwischen der Biomassekurve und den beiden anderen Kurven im Mai 1969 festgestellt werden.

Abb. 79. Membranfilterzahlen, Primärproduktion Hell, Biomasse Phytoplankton, Vierwaldstättersee, 2,5 m Tiefe (Erklärungen siehe Abb. 78).

Diskussion

In der hauptproduktiven Schicht ist die Korrelation zwischen der Primärproduktion und den Bakterienzahlen enger als die Beziehung der Bakterien zur vorhandenen Biomasse. Dieses Ergebnis deutet darauf hin, dass die laufende Exkretion einer Planktonpopulation einen bedeutenden substratbildenden Einfluss hat. Diese Befunde decken sich mit den früher mitgeteilten (SCHEGG [63]).

Aus der Tatsache, dass die Bakterienpopulation sehr rasch auf die Primärproduktionsleistung in der hauptproduktiven Schicht reagiert, kann man auf relativ kurze Generationszeiten der Bakterienpopulation schliessen. Solche Generationszeitbestimmungen werden von KUZNEZOV et al. [37] angegeben. Im Rybinsk-Stausee fanden KUZNEZOV et al. [37] Werte für die Generationszeiten zwischen 10 und 110 Stunden. Nach eigenen Untersuchungen (SCHEGG [62]) ist im Vierwaldstättersee mit einer Generationszeit von 20 bis 30 Stunden im epilimnischen Bereich zu rechnen, während im Rotsee diese Zahlen etwas tiefer, zwischen 6 und 20 Stunden, liegen.

Die Generationszeiten wurden nach einer Methode durchgeführt, bei der das Wasser filtriert (5μ) und unfiltriert während einer gewissen Zeit «in situ et loco» exponiert wurde, wobei die Bakterienpopulation beobachtet wurde (KUZNEZOV [36]). Diese Untersuchungen unterliegen teilweise Streuungen, ändern sich doch für die Bakterienpopulation die Verhältnisse in einer Flasche gegenüber dem natürlichen Milieu ziemlich schnell. Theoretisch entspricht dies dem Schritt von einer «Moment-Fliesskultur» in eine «Batch-Kultur». Immerhin dürften die Grössenordnungen der Generationszeiten von einigen Stunden bis einige Tage der Wirklichkeit entsprechen. Diese Wachstumsgeschwindigkeit der Bakterien übertrifft diejenige anderer Organismen im See, liegt aber weit unterhalb derjenigen einer Bakterienreinkultur unter optimalen Bedingungen.

Es zeigt sich dabei eine sehr wesentliche Tatsache, nämlich dass die in einem See ablaufenden biologischen Prozesse zwar der bekannten Reinkultur-Wachstumskurve mit einer lag-, log-, stationär- und Absterbephase folgen, dass die bakteriologischen Wachstumskurven im natürlichen Gewässer fortwährend und von verschiedenen Faktoren limitiert sind und dass optimales Wachstum nie erreicht wird. Im Endeffekt

kommt es zu Wachstumsvorgängen, die in der Bilanz nicht mehr exponentiell, sondern mehr oder weniger linear verlaufen. Die Konzentration des jeweils limitierenden Faktors ist immer unter derjenigen des halbmaximalen Wachstums, womit man die äusserst differenzierte und rasche «Antwort» der Bakterienpopulation auf Substratänderungen erklären kann.

5.5 Bakterienzahlen und Trophiegrad

THIENEMANN [78] hat den Sauerstoffgehalt zur Charakterisierung des Gewässers verwendet. Damit hat er die Folgen der heterotrophen Aufspaltung organischer Substanz, nämlich die Sauerstoffzehrung, als Kriterium eingeführt. Es soll nun versucht werden, auch bezüglich der Ursache der Sauerstoffzehrung, nämlich der Bakterienpopulation, eine Trophieeinteilung aufzustellen.

Im epilimnischen Bereich der trophogenen Schicht ist die Sauerstoffzehrung von der autotrophen Produktion überlagert, so dass ein direkter Zusammenhang zwischen Sauerstoffzehrung und Bakterienpopulation schwer aufzuzeichnen ist.

In Tab. 25 sind die Bakteriengesamtzahlen (mit der Membranfiltermethode bestimmt) von verschiedenen Seen aufgetragen. Es handelt sich dabei um Zahlen von verschiedenen Autoren aus vollständig verschiedenen Gewässern. Trotzdem lässt sich in weiten Grenzen eine trophische Skala aufstellen.

Da die Zahl und Zusammensetzung der bakteriellen Population eine Folge des vorhandenen Substrates ist, ist es in Seen, die nicht allzu stark mit allochthonem Material belastet sind, naheliegender, die eigentlichen Produktionsparameter zur trophischen Charakterisierung zu verwenden. Die vorliegende Zusammenstellung ist daher eher als eine Übersicht der zu erwartenden Bakteriengesamtzahlen in Gewässern verschiedener Trophieeinteilung zu verstehen.

Abb. 80. Sauerstoff (mg O_2 /l) und Schwefelwasserstoff (mg S/l) im Rotsee. Schwacher Raster: 100% Sättigung, starker Raster = 150% Sättigung. Schwefelwasserstoff in 14 m angegeben (nach STADELMANN 1971).

Tab. 25. Bakterienzahlen (MF) und Trophiegrad.

Typus des Sees	See	Produktion zur Zeit des Maximums	Gesamtkeimzahl in 10 ³ Z/ml Durchschnitt Maximum	Größenord- nung	Autor
eutroph	Beloje-See	500 mg C/m ³ h	2230	1-10 Mio.	KUZNEZOV [36]
	Rotsee	550 mg C/m ³ h	3000		SCHEGG [63]
	Rotsee	295 mg C/m ³ h	2000		SCHEGG 1971
	Rotsee	50 mg C/m ³ h			OVERBECK [51]
	Schleinsee	37 mg C/m ³ h			DEUFEL [11]
	Kleingewässer		1000		OVERBECK 1962
	Plussee	140 mgC/m ³ Tag	1100		OVERBECK [49]
	Rybinsk-Stausee	68 mgC/m ³ Tag	1600		KUZNEZOV und ROMANENKO [37]
	Seenburger See		1020		JANNASCH [32]
mesotroph	Vierwaldstättersee	25 mg C/m ³ h	900	0,5-2 Mio.	SCHEGG [63]
	Vierwaldstättersee	24 mg C/m ³ h	670		SCHEGG und RUSCHKE [65]
	Vierwaldstättersee (Horw)	56 mg C/m ³ h	700		SCHEGG 1971
	Überlingersee	7 mg C/m ³ h	300		SCHEGG und RUSCHKE [65]
	Titisee	28 mg C/m ³ h	660		SCHEGG und RUSCHKE [65]
	Gr. Plönersee	35 mg C/m ³ h	1000		SCHEGG und RUSCHKE [65]
oligotroph	Baikalsee		50	0,05-1 Mio.	OVERBECK [49]
	Feldsee	24 mgC/m ³ Tag	200		KUZNEZOV [36]
			500		SCHEGG und RUSCHKE [65]

5.6 Der «kurzgeschlossene Kreislauf»

Der Begriff des «kurzgeschlossenen Kreislaufs» wurde von OHLE [45] geprägt. Darunter wird der intrabiozönotische Kreislauf von produktionsbeteiligten Stoffen in der trophogenen Schicht verstanden. OHLE [45] hat die Zusammenhänge experimentell, vor allem mittels Sedimentationsmessungen, nachgewiesen. Seine Untersuchungen sind Ausgangspunkt für ein besseres Verständnis der Stoffkreisläufe, insbesondere derjenigen im Epilimnion.

5.6.1 Sauerstoff

Die Sauerstoffverhältnisse im Epilimnion sind eine Folge verschiedener Vorgänge:

1. Austausch an der Kontaktschicht Wasser und Luft.
2. Photosynthetische Exkretion von Sauerstoff durch Phytoplankton.
3. Sämtliche Arten von Atmungsvorgängen und chemischen Oxidationen.

Der Sauerstoffgehalt widerspiegelt den *Bilanzsaldo* der mannigfaltigen Vorgänge des Gasaustausches. Nur in ganz speziellen Situationen ist es möglich, daraus direkte Schlüsse auf Vorgänge im See zu ziehen. Eine derartige Situation stellte sich im Dezember 1969 (Abb. 80) im Rotsee ein, als infolge einer Zirkulation bis ins Hypolimnion der Sauerstoffgehalt auch in der obersten Wasserschicht auf unter 1 mg/l absank. Bald darauf kam es zur Eisbedeckung des Sees, wodurch die Diffusion zwischen Luft und Wasser aufgehoben wurde. Der Sauerstoffgehalt, der im Januar 1970 dann unter Eis ermittelt wurde, ist daher das Resultat der Assimilation und der Atmungsvorgänge. Die Assimilationsvorgänge lassen sich auf Grund der ^{14}C -Messungen grössenordnungsmässig berechnen.

Dadurch können die Atmungsvorgänge abgeschätzt werden. Dabei ergeben sich folgende Werte:

Sauerstoffgehalt am 3. Dezember 1969	28,7 mg O_2/m^2
Sauerstoffgehalt am 15. Januar 1970	376,7 mg O_2/m^2
Sauerstoffzunahme im Epilimnion (0–5 m)	348 mg O_2/m^2

Dieser Wert stellt die Nettozunahme des Sauerstoffs dar.

Am 15. Januar 1970 betrug die Photosyntheseleistung 172,2 mgC/m²h. Dies entspricht einer Tagesproduktion von etwa 2400 mg O_2/m^2 (Umrechnungsfaktor auf Tagesproduktion nach 4.331: 8).

Die Respirationsintensität wird nach STEEMAN-NIELSON [75] als etwa 10% der optimalen Photosynthese angenommen. Von den etwa 2400 mg O_2/m^2 müssen rund 500 mg Sauerstoff (Tag und Nacht) als Respiration des Phytoplanktons abgezogen werden. Als Nettosauerstoffproduktion bleiben 1900 mg O_2/m^2 Tag. Dieser Tageswert ist das 5,5fache des durch Akkumulation während des ganzen Monates festgestellten Wertes! Es besteht hier offensichtlich ein sehr grosses Sauerstoffdefizit. Dieses kann auf zwei Arten erklärt werden:

1. durch rein chemische Oxidationsvorgänge und
2. durch bakterielle Veratmung der anfallenden organischen Substanz.

Nimmt man an, dass die rein chemischen Oxidationsvorgänge die Hälfte der Sauerstoffzehrung ausmachen, ergibt sich für den Sauerstoffverbrauch der Bakterien ein Wert von etwa 850 mg O_2/m^2 Tag. Bei einer Bakterienbesiedlung von $9,17 \cdot 10^{12}$ Bakterienzellen/m² ergibt dies eine stündliche Atmungsintensität von etwa $4 \cdot 10^{-12}$

mg O₂/Zelle und Stunde. Dieser Wert stimmt sehr gut mit demjenigen von KUZNEZOV [36] von $6 \cdot 10^{-12}$ mg O₂/Zelle und Stunde überein.

KUZNEZOV [36] gibt an, dass in Seen mit kleinem Huminsäuregehalt die rein chemischen Oxidationsvorgänge einen unbedeutenden Prozentsatz ausmachen. Andererseits haben die Arbeiten von BREHM [9] und GÖCKE [21] ergeben, dass ein grösserer Anteil durch rein chemische Dekomposition freigesetzt wird. Der in diesem Zusammenhang angenommene Wert von 50% rein chemischer Vorgänge dürfte eine obere Grenze bedeuten.

Vom Sauerstoffverbrauch kann auch mit Hilfe der Atmungsgleichung auf den Substratverbrauch geschlossen werden. Dabei erhalten wir einen Substratverbrauch von etwa $7,5 \cdot 10^{-12}$ mg Glukose/Zelle und Stunde.

Tab. 26. K-Analyse zum Bezugsparameter Sauerstoff, Rotsee.

	-0,4	-0,5	-0,6	-0,7	-0,8	-0,9	1	1	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0,4
0m			PHAT	AMMON			SAUER		PH					
				NITRI										
1m							SAUER		PH			PRH	TEMP	
				PHAT	AMMON									
				NITRI										
2,5m				PHAT	AMMON		SAUER		PH				DIATO	
5m			GELON				SAUER				PH			
			FPE											
			NITRI											
14 m	SBV	SiO ₂				NITRI								
			KAPPA				(SAUER)							

Sucht man die *Korrelationen* zum Sauerstoffgehalt im Rotsee auf (Tab. 26), stellt man fest, dass nur wenige Parameter in direkter Abhängigkeit vom Sauerstoff sind. Durch eine Teilzirkulation wurde im Dezember 1969 eine Veränderung im Sauerstoffgehalt bewirkt, die mit der Produktion nichts zu tun hatte. Der Sauerstoffgehalt wurde dadurch auch in den folgenden Monaten beeinflusst. Dies kommt auch durch die negativen KK zu Phosphat und Ammonium zum Ausdruck, die ihren Jahresverlauf ebenfalls hauptsächlich der hydrologischen Situation verdanken. Dadurch wird eine K-Betrachtung über das ganze Jahr verfälscht.

Dieses Beispiel weist auf die begrenzte Aussagekraft der Korrelationsbetrachtungen hin.

Die epilimnischen Sauerstoffgehalte im *Vierwaldstättersee* (Abb. 81) fielen zeitlich mit den hauptproduktiven Perioden zusammen. Ein Maximum von 14 mg O₂/l im August 1969 in der Tiefe von 10 m war auf eine Einschichtung von *Oscillatoria rubescens* zurückzuführen.

Obwohl im Vertikalprofil eine geringe Erhöhung der Bakterienzahlen festgestellt werden konnte, fiel diese relativ klein aus. Es ist möglich, dass durch *Oscillatoria*

Abb. 81. Sauerstoff der Horwer Bucht (mg O₂/l). Schwacher Raster = 100% Sättigung, starker Raster = 150% Sättigung (nach STADELMANN 1971).

Tab. 27. K-Analyse zum Bezugsparameter Sauerstoff, Vierwaldstättersee.

	-0,4	-0,5	-0,6	-0,7	-0,8	-0,9	1	1	0,9	0,8	0,7	0,6	0,5	0
0m							SAUER			GESP PP PH PN	PRH PLAT PFP ERD	GELOH TEMP		MF
2,5m			NITRA GESS	BG			SAUER		GESP PN PP	PRD PFE	PH GELOH PLAT PRH	TEMP NITRI		
5m							SAUER					PH PLAT PRH	NITRI TEMP	
10m							SAUER		PH			PFE		
			NITRI							PRD PRH	PN	GESP		
15m						MF TEMP	SAUER		PH	GESP SiO ₂ FP	SEV PN PRH	KALFA BG GESE	VO RO	

rubescens eine temporäre Hemmung der bakteriellen Entwicklung auftritt. Im Oktober 1969 zeigte sich eine ausgesprochene Sauerstoffzehrung von 7,5 m Tiefe an abwärts; diese Veränderung kam auch im Vertikalprofil der Bakterien zum Ausdruck, indem im Oktober 1969 die grössten Werte der Bakterienentwicklung gefunden wurden, wobei ebenfalls grosse Zahlen bis auf 15 m Tiefe vorkamen.

Die *K-Analyse* des Sauerstoffs für den Vierwaldstättersee (Tab. 27) ergibt ein prinzipiell anderes Bild als diejenige im Rotsee. Im Vierwaldstättersee ist der Sauerstoffgehalt ausschliesslich produktionsbedingt. Diese Beziehung ist allerdings nicht ganz so eng, wie man sie erwarten würde; die Produktionsparameter korrelieren zwischen 0,6 und 0,8. Dies kann dadurch erklärt werden, dass die Veränderungen im Sauerstoffgehalt durch eine Änderung in der Umsatzgeschwindigkeit des Sauerstoffs bewirkt werden.

Diskussion

Wie in den vorhergehenden Betrachtungen gezeigt wurde, ist der aktuelle Sauerstoffgehalt eigentlich nur der Bilanzsaldo einer quantitativ sehr viel grösseren Umsetzung. Im berechneten Beispiel wird ein Sauerstoffatom im «kurzgeschlossenen Kreislauf» bis zu 10mal täglich umgesetzt. Jede Veränderung im Sauerstoffgehalt ist so zu verstehen, dass das Ökosystem auf der Produktions- oder auf der Destruktionsseite temporär mehr leistet als auf der anderen. Ein wesentlicher Einwand, den man diesen Überlegungen entgegenhalten kann, ist die Tatsache, dass wir trotz relativ hohen Bakterienzahlen im Hypolimnion oligo-mesotropher Seen keine grössere Sauerstoffzehrung vorfinden. Dies lässt sich aber so erklären, dass die Bakterienpopulation in jeder Schicht die dem Substratangebot entsprechende Aktivität, Umsatzgeschwindigkeit, zeigt, dass also in tieferen Schichten die Umsatzgeschwindigkeit in der bakteriellen Tätigkeit sinkt. Es lässt sich demnach schon aus der Sauerstoffkurve und der Bildung metalimnischer Sauerstoffminima (z.B. Vierwaldstättersee im November 1969, Abb. 81) der Sedimentationsweg angeben, den die organische, assimilierbare Substanz zurücklegt, bis sie abgebaut ist.

Auf derselben Basis liessen sich die CO_2 -Werte im Wasser berechnen. Wie OHLE [48] gezeigt hat, ist es möglich, aus hypolimnischer CO_2 -Anreicherung unter Berücksichtigung der Sedimentationsraten auf die Produktion und deren Abbau zu schliessen.

Schlussfolgerungen

Der aktuelle Sauerstoffgehalt sagt über die Vorgänge, die ständig ablaufen, wenig aus, insbesondere ist er für die einzelnen Vorgänge quantitativ vernachlässigbar klein. Er ist aber, da er die Bilanz der Vorgänge zieht, ein äusserst sensibler Index für qualitative Veränderungen im Stoffhaushalt. Quantitative Umsatzraten können nur auf Grund von produktionsbiologischen Zahlen errechnet werden.

5.62 Stickstoff und Phosphor

STADELMANN [73] kommt auf Grund von detaillierten Messungen zur Stickstoffbilanz in den beiden untersuchten Seen (unter Berücksichtigung der natürlichen Zufuhr, der Zufuhr durch Abwasser, der Zufuhr aus der Luft, der Zehrung an gelösten Stickstoffverbindungen während der Stagnation, der Verluste durch Sedimentation und auf Grund der Produktionsmessungen) zu folgenden Ergebnissen:

Vierwaldstättersee:

Primärproduktion	58,7 gN/m ²
Externe Zufuhr und Zehrung	19,9 gN/m ²
Durch kurzgeschlossenen Kreislauf geliefert	38,3 gN/m ²

Rotsee:

Primärproduktion	66,9 gN/m ²
Externe Zufuhr und Zehrung	36,9 gN/m ²
Durch kurzgeschlossenen Kreislauf geliefert	30–40 gN/m ²

Nach diesen Werten, die für den Durchschnitt der Stagnationsperiode gelten, wurden in beiden Seen etwa 60% des Stickstoffs durch den «intrabiozönotischen Kreislauf» geliefert.

Wie effektiv der «kurzgeschlossene Kreislauf» in Extremsituationen wirken kann, zeigt sich bei Berechnungen aus Untersuchungen vom August, September und Oktober 1969 im Rotsee (Tab. 28).

Tab. 28. Berechnung des «kurzgeschlossenen Kreislaufs» bezüglich Stickstoff im Rotsee. Die Werte gelten für die trophogene Schicht (0–5 m). E = Erneuerungskoeffizient (nach STADELMANN [73].)

$$E = \frac{\text{«standing crop»}}{\text{Tagesprimärproduktion}}.$$

	14. Aug. 1969	11. Sept. 1969	10. Okt. 1969
Vorhandener partikulärer N	1,43 g/m ²	1,19 g/m ²	1,34 g/m ²
E	0,22	0,37	0,28
Tageszuwachs	0,31 g/m ²	0,440 g/m ²	0,375 g/m ²
Vorh. Ammon-, Nitrit-, Nitrat-N	0,810 g/m ²	0,55 g/m ²	0,090 g/m ²

Am 10. Oktober 1969 wurde mehr als die vierfache Menge des vorhandenen gelösten anorganischen Stickstoffs als partikulärer Stickstoff aufgebraucht.

Berechnung der stündlichen Stickstoffumsatzrate: Teilt man den Tageszuwachs (10. Oktober 1969) durch den experimentell bestimmten Faktor 8,0 (Tagesproduktion zur stündlichen Produktion), so erhält man den pro Stunde umgesetzten Stickstoff. Er betrug 47 mgN/m². Bei einer bakteriellen Besiedlung von $5,29 \cdot 10^{12}$ Zellen/m² ergibt dies einen Stickstoffumsatz von $8,9 \cdot 10^{-12}$ mgN/Bakterium und Stunde.

Schlussfolgerungen

An diesen drei Tagen in der Sommerstagnation wurde der tägliche N-Bedarf praktisch vollständig vom «kurzgeschlossenen Kreislauf» gedeckt. Dies zeigte sich auch darin, dass die Abnahme des gelösten organischen Stickstoffs von 0,8 auf 0,09 gN/m² in den zwei Monaten einer täglichen Abnahme von 0,012 gN/m² entsprach. Dies waren 2–3% des täglichen Bedarfs. Demnach wurden in den Sommermonaten, in denen die Nährstoffe grösstenteils aufgebraucht waren, 90–95% der Nährstoffe, die zur Erhaltung und Vermehrung der Phytoplanktonpopulation dienten, aus dem «kurzgeschlossenen Kreislauf» regeneriert.

Ähnliche Werte konnten im Vierwaldstättersee erhoben werden. Dort wurde innert 2–3 Tagen der vorhandene gelöste anorganische Stickstoff aufgebraucht.

Phosphate:

Auf Grund von Untersuchungen in der Horwer Bucht gibt GÄCHTER [19] an, dass der Phosphatbedarf der trophogenen Schicht bis zu zwei Dritteln aus dem «kurzgeschlossenen Kreislauf» gedeckt wird.

In den beiden untersuchten Seen zeigte sich eine ausgeprägte Phosphatzehrung im Sommer, indem während dreier Monate die Phosphatgehalte äusserst gering waren. In diesen Monaten ist für den Phosphor mit einer ähnlichen Umsatzgeschwindigkeit zu rechnen, wie dies für den Stickstoff berechnet wurde.

Tab. 29. Berechnung des «kurzgeschlossenen Kreislaufs» bezüglich Phosphat im Rotsee.

	14. Aug. 1969	11. Sept. 1969	10. Okt. 1969
Partikulärer Phosphor	151 mg/m ²	174 mg/m ²	175 mg/m ²
E (nach STADELMANN [73])	0,22	0,37	0,28
Eingebautes P/Tag	33 mg/m ²	64 mg/m ²	49 mg/m ²
Vorh. PO ₄ -P	43 mg/m ²	12 mg/m ²	28 mg/m ²

In Tab. 29 ist der Phosphorbedarf pro Tag für die Untersuchungstage, an denen der Phosphatgehalt im Rotsee klein war, ausgerechnet. Am 14. August 1969 wurde etwas weniger als der vorhandene gelöste Phosphor als partikulärer Phosphor eingebaut, während am 11. September 1969 die fünffache und am 10. Oktober 1969 die doppelte Menge zur Bildung von Biomasse benötigt wurde.

Bei einem stündlichen Zuwachs von 8 mg P/m² ergibt sich für die anwesende Bakterienpopulation am 11. September 1969 von $3,52 \cdot 10^{12}$ Zellen eine Umsatzrate von $2,3 \cdot 10^{-12}$ mgP/Bakterium und Stunde. Diese Umsatzraten pro Bakterienzelle sind als Grössenordnungswerte anzusehen und gelten für den speziellen Fall.

Zusammenfassung

Sowohl der vorhandene gelöste anorganische Stickstoff als auch das gelöste Phosphat sind zur Aufrechterhaltung der Primärproduktion in der Sommerstagnation absolut ungenügend. Die vorhandene Menge wäre in den Sommermonaten innerhalb weniger als eines Tages aufgebraucht. Die Tatsache, dass trotzdem eine relativ grosse Phytoplanktonpopulation vorhanden war, kann nur durch die grosse Umsatzgeschwindigkeit des «kurzgeschlossenen Kreislaufs» erklärt werden. Es ist möglich, dass für die beiden Komponenten Stickstoff und Phosphor auch allochthone Einflüsse eine Rolle spielen. Diese Vorgänge sind aber im Vergleich zur räumlichen Verzahnung, die der «kurzgeschlossene Kreislauf» aufweist, ausserordentlich langsam, so dass für eine Tagesproduktion dieser allochthone Einfluss vernachlässigt werden kann. Für den See werden sie erst voll wirksam, wenn die Nährstoffe dieser meist punktförmigen Quellen homogen über den See verteilt sind. Die Bilanzrechnungen von GÄCHTER [19] für den Phosphor einerseits und von STADELMANN [73] für den Stickstoff andererseits ergeben in der Horwer Bucht übereinstimmend etwa zwei Drittel der Nachlieferung von benötigtem gelöstem Stickstoff und Phosphor aus dem «kurzgeschlossenen Kreislauf».

5.7 Sedimentation, Destruktion und Primärproduktion

Nach Berechnungen von STADELMANN [73] aus Sedimentationsmessungen von BLOESCH [8] wurde im Vierwaldstättersee nur 8%, im Rotsee etwa 30% der Primärproduktion im Sediment unter der trophogenen Schicht aufgefangen. Diese Zahlen beziehen sich auf die Stickstoffkomponenten und die trophogene Schicht. In eingehenden Sedimentationsmessungen hat OHLE [48] in norddeutschen Seen nachgewiesen, dass nur ein kleiner Prozentsatz der im Epilimnion gebildeten Biomasse bis zum Grund aussedimentiert. Daraus ersieht man, dass auch aus Sedimentationsuntersuchungen die Existenz und Leistungsfähigkeit des «intraökozytischen Kreislaufs» experimentell nachgewiesen werden kann. Dabei handelt es sich aber auch wieder nur um eine Bilanzbetrachtung, die die umgesetzten Mengen innerhalb des Kreislaufs nicht berücksichtigt. Diese dürften, wie dies für den Sauerstoff, den Phosphor und den Stickstoff gezeigt wurde, beträchtlich höher liegen als die Mengen, die in der Bilanz auftreten.

Eine weitere Arbeit zum Phosphorkreislauf, der Primärproduktion und Sedimentationsraten wird aus derselben Untersuchungsserie von BLOESCH [8] erscheinen.

6. Experimentelle Untersuchungen

Der Zusammenhang von Bakterien und Phytoplankton im See kann nur deduktiv und deskriptiv erfasst werden. Will man das komplexe System eines Sees in seinen Wechselwirkungen und vor allem die Geschwindigkeit derselben untersuchen, so drängen sich Experimente mit standardisierten Bedingungen und Organismen auf. Im folgenden werden zwei Experimentalserien geschildert, wobei im Verlaufe der ersten, in Abweichung von den Seeverhältnissen, eine Reinkultur von Algen neben einer Mischpopulation von Begleitbakterien benützt wurde. Dabei standen sich Produzent und Destruent in derselben räumlichen Verteilung gegenüber.

Die Idee, die der zweiten Versuchsserie zugrunde lag, war eine Trennung der beiden Organismengruppen, und zwar derart, dass sie nicht in unmittelbarem Kontakt zueinander standen, deren extrazelluläre Tätigkeit in der Wechselwirkung hingegen erhalten blieb.

6.1 Experiment I

Im Zusammenhang mit Untersuchungen über die Nährstoffaufnahmekinetik von KRUMMENACHER [35] an einer nicht bakterienfreien Kultur von *Microcystis* sp. (Algothek EAWAG, Nr. 167, MI) wurde neben dem Algenwachstum die Entwicklung der Begleitbakterienmischkultur verfolgt. Eine Voraussetzung dabei bestand darin, dass die Bakterien in der vorliegenden anorganischen Nährlösung an und für sich kein Substrat zur Verfügung hatten. Um die Geschwindigkeit der Nährstoffaufnahme und das Wachstum bei verschiedenen Nährstoffkonzentrationen zu untersuchen, wurden wechselnde Mengenverhältnisse von P:N (als Phosphat und Nitrat) zugegeben. Dabei wurde versucht, folgende Fragestellungen zu beantworten:

1. Stehen die Begleitbakterien in einem Verhältnis zur Algenkultur?
2. Besteht ein Zusammenhang zwischen Bakterien- und Algenwachstum und wie verlaufen diese beiden Wachstumskurven?

6.11 Methodik

Sämtliche Arbeiten wurden steril ausgeführt. Die *Microcystis*kultur wurde in eine autoklavierte P- und N-freie Stammlösung eingepflegt und in einem 2-Liter-G-20-Glaskolben unter Dauerlicht (Fluoreszenzröhren) und Belüftung kultiviert (Lichtintensität 6000 Lux). Die Temperatur lag bei 24 °C. In diese Stammlösung wurde Nitrat und Phosphat in den angegebenen konstanten Verhältnissen eingebracht und täglich auf die Ausgangskonzentration ersetzt im Sinne einer semikontinuierlichen Nährstoffzufuhr.

Die jeweiligen Algenzellzahlen wurden durch Auszählung der mit Erythrosin gefärbten Membranfilter bestimmt. Die Präparation erfolgte analog derjenigen der Membranfilter für Bakterienzählungen gemäss Angaben auf Seite 432. Diese Präparation hat gegenüber dem normalen Auszählverfahren nach Utermöhl bedeutende Vorteile, indem die Membranfilter in unbeschränkter Menge laufend hergestellt, bis zur Zählung verwahrt werden können und die entsprechenden Präparate auch später als Belege noch vorhanden sind. Die Zählung auf dem Membranfilter ist zudem bei uniformen Algenkulturen äusserst einfach. Die Keimzahlen wurden nach dem früher angegebenen Gussplattenverfahren (siehe Seite 431) ermittelt.

Abb. 82. Wachstumskurve *Microcystis* sp. (10^6 Zellen/ml) (—), Wachstumskurve Bakterien (Plattenzahlen) (10^6 Zellen/ml) (---).

6.12 Resultate und Interpretation

In Abb. 82 sind die maximalen Wachstumskurven aufgetragen. Interessant ist dabei, dass das maximale Wachstum bei einem P:N-Verhältnis von 1:10 auftrat. Dieses Verhältnis lag am nächsten bei dem Verhältnis 1:7,2 (STUMM [77]).

Die Kulturen wurden bis zum 16. Tage nach dem Beimpfen verfolgt. Dabei wies die Bakterienkultur anfänglich ein rascheres Wachstum als die Algenkultur auf. Dies änderte sich zu Beginn der log-Phase der Algenkultur.

In Abb. 83 sind die Wachstumskurven bei verschiedenen Nitratgehalten und konstantem P-Gehalt von 80 $\mu\text{g/l}$ aufgetragen. Prinzipiell verliefen die Algenwachstumskurven in der lag-Phase bis zum 6. Tage ungeachtet des P:N-Verhältnisses immer ungefähr gleich, während in der anschliessenden log-Phase die Unterschiede in den Konzentrationen des Nährmediums starke Differenzen in der Wachstumsgeschwindigkeit bewirkten.

Auf der rechten Seite in Abb. 86 sind die Bakterienwachstumskurven aufgetragen. Starkes Wachstum setzte in der Bakterienkultur bereits in der lag-Phase der Algen ein. Zwischen dem 8. und 10. Tag, als die Algenkulturen die grösste Zunahme der Zellzahlen erfuhren, trat eine Hemmung des Bakterienwachstums auf und zwar um so stärker, je kleiner die Konzentration an verfügbarem Nitrat war. Beim Abflachen der Algenwachstumskurven verstärkte sich das Wachstum der Bakterien neuerdings.

In der lag-Phase der Algen ist die Nährstoffzusammensetzung für das Algenwachstum nicht limitierend. Die Exkretionsvorgänge sind daher im Verhältnis zur Algenbiomasse relativ gross. Die Bestätigung dieser Aussage fanden wir darin, dass die

Abb. 83. Wachstumskurven von *Microcystis* sp. und Begleitbakterien-Mischpopulation bei verschiedenen P: N-Verhältnissen als Phosphat und Nitrat (μg) in der Nährlösung.

Bakterienzahlen schneller zunahm als die Algenpopulation. In der Mitte der log-Phase der Algenkultur (zwischen dem 8. und 10. Tage) wurde offenbar ein grosser Teil der Stoffe intrazellulär umgesetzt, das Wachstum wurde bezüglich Nährstoffkonzentration optimal und dadurch wurde das Wachstum durch die Nährstoffkonzentration limitiert. Die Exkretion wurde dabei trotz erhöhter Algenzahlen kleiner. Die deutliche Verlangsamung bis zur Stagnation des Bakterienzuwachses zwischen dem 8. und dem 10. Tage bestätigte diese Interpretation.

Beim Abflachen der Wachstumskurven von *Microcystis* zwischen dem 10. und 16. Tage traten wieder grössere Exkretionsmengen auf, die teilweise bereits auf autolytische Vorgänge zurückzuführen waren. Diese Substratanreicherung bewirkte ein erneutes Anwachsen der Bakterienzahlen.

Abb. 84.

Ein wesentlich differenzierteres Bild ergab sich bei einer konstanten Phosphorkonzentration von nur $5 \mu\text{g/l}$ (Abb. 84). Die maximale Wachstumskurve wurde bei einem P:N-Verhältnis von 5:50 erreicht. Dabei wirkte eine Steigerung der Nitratzugabe weder in der lag- noch in der log-Phase wachstumsfördernd auf die Algenpopulation. Dies zeigte sich auch bei den Bakterien. Es fehlte beim P:N-Verhältnis von 5:50 der bei den P:N-Verhältnissen von 5:400 und 5:100 auftretende Bakterienhemmeffekt zwischen dem 8. und 10. Tag. Man kann bei diesen Wachstumsbedingungen von einem ausgewogenen System sprechen. Die Bakterienwachstumskurve erfuhr hingegen eine Begrenzung vom 10. Tag an durch das vollständige Aufbrauchen des Phosphates (KRUMMENACHER [35]). Auf dieselbe Ursache können die beiden

Minima in den Bakterienkurven bis P:N-Verhältnissen von 5:400 und 5:100 zwischen dem 8. und 10. Tage zurückgeführt werden.

6.13 Schlussfolgerungen

1. Die Befunde bejahen die erste eingangs gestellte Frage eindeutig, indem ein direkter Zusammenhang zwischen dem Algenwachstum und der Bakterienpopulation festgestellt werden konnte. Jedes Bakterienwachstum war eine Folge der Anreicherung des Substrates durch die Algenpopulation, da kein anderes organisches Material als energetische Grundlage für heterotrophes Wachstum zur Verfügung stand. *Eine nährstoffbedingte Erhöhung des Algenwachstums ergab eine substratbedingte Erhöhung des Bakterienwachstums.*

Optimale Nährstoffverhältnisse wirkten somit direkt und indirekt auf das Bakterienwachstum. Die Substratabgabe der Algenpopulation war von dessen physiologischem Zustand abhängig. Bei gleichem physiologischem Zustand war die Substratabgabe annähernd eine lineare Funktion der vorhandenen Biomasse.

2. Die Bakterienpopulation «antwortet» mit einem verstärkten Wachstum auf eine Erhöhung und Produktion der Algenpopulation. Die «Antwort» der Bakterienpopulation erfolgt sofort; dies ist durch die kurzen Generationszeiten der Bakterien erklärlich.

3. Das Wachstum der Bakterien in einem Mischsystem ist grundsätzlich verschieden von demjenigen in einem definierten Substratsystem.

6.2 Experiment II

Im folgenden physiologischen Experiment *in vitro* wurde versucht, im See gefundene Erkenntnisse zu verifizieren. Ein taugliches Mittel dafür stellte die gemeinsame Aufzucht von Bakterien und Algen dar, und zwar derart, dass Algen- und Bakterienzellen räumlich getrennt wurden, deren extrazelluläre gegenseitige Beeinflussung aber erhalten blieb. Im Gegensatz zum vorangehenden Experiment wurde hier mit einer bakterienfreien Kultur von *Chlamydomonas* sp. (Sammlung der Universität Göttingen) und einer Bakterienmischkultur aus dem Rotsee gearbeitet. Das Ziel der Untersuchung war die Beantwortung folgender Frage:

Eine Algenkultur gibt durch exkretorische Vorgänge organische Verbindungen ins Milieu ab. Wie lange hat nun ein C-Atom, das in der Alge inkorporiert war, bis es in parallel laufenden Bakterienanreicherungskulturen auftritt?

6.21 Methodik

Wie aus Abb. 85 und 86 zu ersehen ist, wurde mit einem «Spinner-flask» der Fa. Belcot als Doppelkulturgefäß gearbeitet. Die *Chlamydomonaskultur* wurde nach steriler Abimpfung während dreier Tage angezogen, wobei die Kultur im Dauerlicht auf einer Schüttelmaschine 10 Minuten/Stunde geschüttelt wurde. Die Lichtintensität lag bei etwa 2000 Lux und die Temperatur im thermostatierten Raum bei 20–21 °C. Am 3. Tage wurde den Kulturen 20 µC NaH¹⁴CO₃ in steriler Lösung zugegeben und die Kulturen während weiterer drei Tage unter den vorgängig geschilderten Bedingungen angezogen. Als Nährlösung wurde die modifizierte Z8-Lösung von Zehnder (nach STAUB [74]) verwendet. Am 6. Tage wurde die Algenkultur mittels eines Steril-

Abb. 85. Versuchsanordnung Experiment II.

Abb. 86. «Spinner-flask» (Doppelkulturgefäß): Rechts: Bakteriensuspension, links: von unten belichtete Algenkultur.

filtrationsgeräts abfiltriert und zweimal mit steriler Z8-Lösung nachgewaschen (Sterilfiltrationsgerät, Membranfiltergesellschaft, Göttingen SM 165 C).

Die Bakteriensuspension wurde folgendermassen gewonnen: Wasser aus 1 m Tiefe aus dem Rotsee wurde auf Trypton-Glukoseextraktagar (Difco) ausgeplattet. Nach einer Bebrütungszeit von 5 Tagen wurden 30 Kolonien in eine Trypton-Glukoseextrakt-Flüssigkeit überimpft. Die Suspension wurde jeweils mittels Zentrifugation aufgetrennt (bei 2000 Umdrehungen/min 10 Minuten lang), das Bakteriensediment mit steriler Z-Lösung nachgewaschen, in Z-Lösung aufgenommen und eine Kultur-

kammer der «Spinner-flask» damit beimpft. Die andere Kulturkammer der «Spinner-flask» wurde mit der gewaschenen *Chlamydomonaskultur* beschickt. Als Trennmembran wurde ein rein anorganischer «Selas-Silver-Membranfilter», Porenweite $0,45\ \mu$, benützt.

Die Zellzahl des *Chlamydomonas* wurde im Umkehrmikroskop nach Utermöhl, die Bakterienzahlen auf Trypton-Glukoseextrakt-Agar bei Verdünnungen von 10^{-5} bis 10^{-8} bestimmt. Dabei wurden immer drei Parallelausplattungen durchgeführt.

Messung der radioaktiven Proben auf Membranfiltern gemäss Angabe unter Methodik (siehe Seite 430).

6.22 Resultate und Interpretationen

Die Kulturen wurden täglich mikroskopisch geprüft, die Algenkultur auf Verunreinigung durch Bakterien, die Bakterienkultur auf Algenzellen. Es konnten nie Infektionen festgestellt werden. Ebenso wurden Proben aus der Algenkultur ausgeplattet auf denselben Glukose-Agar wie die Bakterien. Auch in diesen Kontrollen konnten keine Bakterien festgestellt werden.

Versuch I (Abb. 87) wurde während 20 Tagen durchgeführt. Aus den vorliegenden Kurven lässt sich folgende Dynamik herauslesen:

In diesem Versuch I wurden die Algen nach der Markierung gewaschen und während einer Woche in unmarkierter Z-Lösung weiter angezogen; nach einer Woche wurden sie eingeimpft. Die Zellzahl der Algen erfuhr in den ersten drei Tagen eine Verdoppelung und zeigte zwischen dem 5. und 10. Tage «exponentielles» Wachstum. Nach einer stationären Phase von vier Tagen kam es, nach insgesamt 14 Tagen, zum Absterben der Population mit starker Verminderung der Zellzahlen, d.h. dass starke Autolysevorgänge einsetzten. Warum es zu diesem Zusammenbruch der Population kam, konnte nicht geklärt werden. Da nie neue Kulturlösung zugegeben wurde, ist es möglich, dass das Absterben auf die vollständige Zehrung eines Mikronährstoffes zurückzuführen war.

Verfolgte man die Markierung der Algen über diese Zeitperiode, stellte man eine relativ starke Exkretion bis zum 3. Tage fest, obwohl die Zellzahl anstieg. Dies hatte seine Auswirkungen auf die Bakterienpopulation, indem die Bakterien sowohl in bezug auf Zellzahl als auch in der ^{14}C -Markierung einen Anstieg aufwiesen. Die Markierung der Algen blieb anschliessend, zwischen dem 5. und 9. Tage, fast konstant, die Algenzellen hingegen befanden sich im «logarithmischen» Wachstum. Daraus lässt sich schliessen, dass in dieser Wachstumsphase der Algenpopulation die Exkretionsvorgänge klein waren, eine Beobachtung, die derjenigen im Experiment I entspricht. Die «Antwort» der Bakterienpopulation war eine Verminderung der Zellzahl durch Aufbrauchen des Substrates und eine stagnierende Markierung. Beim Übergang in die stationäre Phase der Algenpopulation begann der Anstieg der Bakterienpopulation, und dieser verstärkte sich ganz besonders beim Einsetzen der Autolysevorgänge der Algen. Parallel zur Erhöhung der Bakterienzellzahl verlief die Markierung in der Bakterienkultur. Dies ist als Beweis dafür anzusehen, dass die Bakterien ihr Substrat zur höheren Wachstumsrate aus der Autolyseproduktion bezogen.

Um die interessante Phase zwischen dem 1. und 3. Tage, in der das Bakterienwachstum ausschliesslich auf Exkretionsvorgänge zurückzuführen war, genauer abzuklären, wurde ein zweiter *Kurzzeitversuch* durchgeführt. Die Algenzellen wurden

Abb. 87. Wachstumskurven und Markierung (^{14}C) der Algen- und Bakterienkulturen («Spinnerflask»-Experiment).

Abb. 88. Wachstumskurven und Markierung (^{14}C) der Algen- und Bakterienkulturen («Spinnerflask»-Experiment).

nach dem Auswaschen der ^{14}C -bikarbonathaltigen Lösung direkt in das Kulturgefäß eingepflegt. Aus Abb. 88 ist ersichtlich, dass die Exkretionsvorgänge dabei sehr rasch einsetzen. Insbesondere gab die Algenkultur innerhalb der ersten zwei Stunden sehr viel ihrer markierten C-Atome ins Milieu ab. Es ist möglich, dass diese Abgabe eine Folge der Präparation war und damit auch die Wiederaufnahme in die Algen (nach 4 Stunden) zu erklären ist. Absolut gesehen wurden innerhalb der ersten 10 Stunden 30 cps/ml Algensuspension ausgeschieden. In diesem Zeitraum trat ebenfalls eine starke Vermehrung der Bakterienpopulation auf sowohl in Hinsicht auf die Aufnahme von markiertem organischem Material als auch bezüglich der Zellzahl. Nach der 12. Stunde begann sich das System zu stabilisieren, die Exkretion der Algen nahm ab, ebenso die Aufnahmegeschwindigkeit in der Bakterienpopulation. Es zeigte sich, dass die Zahl der Bakterien, d. h. deren Wachstumsgeschwindigkeit, sehr empfindlich und rasch auf die Veränderungen in der Algenpopulation reagierte. In diesem Sinne war auch der Abfall der Bakterienzahlen um die 20. Stunde zu verstehen. Nach der 26. Stunde wurde der Einfluss der Photosynthese durch Abdunkelung des Algenkulturgefäßes aufgehoben. Bis zur 80. Stunde des Versuches nahmen die Algenzellen leicht ab, bedingt durch die gestoppte Nachlieferung von organischem Material, d. h. die Vermehrungsgeschwindigkeit der Algen wurde gedrosselt. Gleichzeitig wurde durch Autolyse und Exkretion durch die Algenpopulation vermehrt markiertes Material ins Medium abgegeben. Die Bakterienpopulation erfuhr dadurch sowohl im Einbau als auch in der Zellzahl einen entsprechenden Anstieg.

6.23 Schlussfolgerungen

1. Die *Chlamydomonas*-zellen exkretieren laufend. Die Exkretion ist vom physiologischen Zustand der Zellen abhängig.

2. Die Aufnahmegeschwindigkeit von exkretiertem Material durch eine Bakterienpopulation ist ausserordentlich gross.

3. Die gegenseitige Beeinflussung verschiedener Organismen bewirkt ein von Reinkulturverhältnissen vollständig abweichendes Verhalten der Einzelorganismen. In der Bilanz, über einen längeren Zeitraum betrachtet, laufen solche Vorgänge im linearen Bereich ab.

7. Zusammenfassende Diskussion

7.1 Die trophogene Schicht

Unter Berücksichtigung der bedeutenden Destruktionsintensität in der trophogenen Schicht muss von der strengen Aufteilung eines Sees in trophogene und tropholytische Schicht Abstand genommen werden. Wie aus Abb. 89 ersichtlich ist, erstrecken sich die tropholytischen Vorgänge über das ganze Profil. Wertet man diese Vorgänge in der Bilanz, so kann grössenordnungsgemäss die in der trophogenen Schicht destruierte organische Substanz mit etwa 60% angenommen werden (siehe Seite 506). Im weiteren Sedimentationsweg werden noch einmal 20–30% mineralisiert und die restlichen 5–10% dem Dauersediment einverleibt.

Abb. 89. «Modell» eines Sees bezüglich Tropholyse. Schraffierte Fläche stellt die tropholytischen Vorgänge in relativen Werten im Vertikalprofil dar.

Für das Verständnis ist es aber wichtig, diese Vorgänge nicht nur in der Bilanz, sondern auch in ihren Geschwindigkeiten zu werten. Die Umsatzgeschwindigkeiten in der trophogenen Schicht liegen in der Grössenordnung von Stunden bis Tagen (siehe Seite 505), während diejenigen unterhalb des Kompensationspunktes bedeutend langsamer verlaufen. Dies findet seine Bestätigung darin, dass die Sauerstoffzehrung im Metalimnion nie die für die trophogene Schicht errechneten Werte erreicht (metalimnische Sauerstoffzehrung während der Sommerstagnation lag in der Grössenordnung von wenigen mg/l). Die Einverleibung ins Dauersediment nimmt ebenfalls längere Zeit in Anspruch (OHLE [48]).

Es ist auch möglich, dass, wie Messungen aus dem polytrophen Rotsee ergaben, das Hypolimnion zu einer trophogenen Schicht wird. Der vorhandene partikuläre Stickstoff ergab im Rotsee über das ganze Jahr im Hypolimnion höhere Werte als im Epilimnion (Abb. 75). Wie Spezialuntersuchungen (5.25) ergaben, lag ein grosser Teil

dieses partikulären Stickstoffs als bakterielle Biomasse vor. Im weiteren wird diese Feststellung durch Messung der $^{14}\text{CO}_2$ -Aufnahme pro m^2 unterhalb der trophogenen Schicht erhärtet. Die durchschnittliche ^{14}C -Fixierung durch verschiedene Carboxylierungsmechanismen (BACHOFEN [7], SCHLEGEL [66], SOROKIN [72]) ergab einen Wert von 600 mg C/m^2 pro Tag, was einer jährlichen Produktion von 220 gC/m^2 entspricht. Die neben diesen Vorgängen verlaufende chemosynthetische und heterotrophe C-Fixierung übertrifft diesen Wert um ein Vielfaches. Nach KUZNEZOV [37] macht diese direkte CO_2 -Fixierung im Mittel nur etwa 6% des gesamten Aufbaus heterotropher Biomasse aus. Dieser generelle Wert kann nicht ohne weiteres auf unsere Verhältnisse übertragen werden. Aber auch bei vorsichtiger Schätzung dürfte die Gesamtproduktion im Hypolimnion (^{14}C -Messung 220 gC/m^2 pro Jahr) diejenige in der trophogenen Schicht ($381 \text{ g C}_{\text{ass}}/\text{m}^2$ und 182 Tage, nach STADELMANN [73]) stark übertreffen.

Für den praktischen Gewässerschutz ergibt sich daraus folgende Schlussfolgerung:

Ein See kann dann als irreversibel geschädigt betrachtet werden, wenn das Hypolimnion zu einer «trophogenen Schicht» wird. Eine Sanierung wäre dann nur denkbar, wenn neben der bekannten rigorosen Unterbindung der allochthonen Zufuhren gleichzeitig die Produktivität der hypolimnischen «trophogenen Schicht», z.B. durch massives Ableiten des Tiefenwassers, eingeschränkt werden könnte.

7.2 Modell kausaler Verknüpfung im «kurzgeschlossenen Kreislauf»

Auf Grund der quantitativ-qualitativen Zusammenhänge, die diese Untersuchung ergaben, drängt sich eine Revision der kausalen Verknüpfungen im «kurzgeschlossenen Kreislauf» auf. Im Schema (Abb. 90) ist diese kausale Verknüpfung folgendermassen dargestellt:

Abb. 90. «Modell» kausaler Verknüpfung im «kurzgeschlossenen Kreislauf».

Das autotrophe Phytoplankton baut eine bestimmte Biomasse auf. Diese Primärproduktion ist, abgesehen von Faktoren wie Temperatur, hauptsächlich vom Nährstoffangebot abhängig. VOLLENWEIDER [80] schreibt im Bericht der OECD zum Eutrophierungsproblem folgendes: «Es muss aber mit allem Nachdruck festgestellt werden, dass der Schlüssel des Eutrophierungsproblems nicht bei den Nährstoffkonzentrationen, sondern bei der Nährstoffnachlieferung liegt.»

GÄCHTER [19] hat für den Phosphor als Nährstoff experimentell nachgewiesen, dass eine dauernde Zugabe von kleineren Mengen Phosphat eine höhere Produktion auslöst als die einmalige Gabe einer grösseren Phosphatmenge.

Wie bei einer kommerziellen Untersuchung der Geschäftsverlauf nicht nur mit einer Bilanz ausgedrückt werden kann, sondern auch eine Gewinn- und Verlustrechnung erstellt werden muss, die für den betreffenden Zeitraum unvergleichlich aussagekräftiger ist, sind bei der Berücksichtigung der Wirkungsweise von Nährstoffen die Umsatzgeschwindigkeiten, die Verfügbarkeit dieser Nährstoffe, von ausserordentlicher Bedeutung.

Das Phytoplankton baut im wesentlichen den organischen Kohlenstoff in einem Gewässer auf. Davon ist ein bestimmter Teil, sei es durch Autolyse oder durch Exkretion, der bakteriellen heterotrophen Assimilation zugänglich.

Nach OHLE (mündliche Mitteilung) kann die Degradation organischer Zellkomponenten auch auf rein chemischem Wege vor sich gehen. Dadurch wird es möglich, dass auch schwerer angreifbare Verbindungen für Bakterien eröffnet werden.

Die Leistungsfähigkeit der bakteriellen Population ist vom Substratangebot abhängig (HOBBIE und WRIGHT [28]). In Abb. 90 wird das Substratangebot für Bakterien als «verfügbarer Kohlenstoff» bezeichnet. Dieser verfügbare Kohlenstoff kann einerseits allochthonen Ursprungs, andererseits durch die Phytoplanktonproduktion gebildet worden sein. Aus den vorhandenen organischen Kohlenstoffverbindungen werden durch die Bakterienpopulation Nährstoffe durch Mineralisation freigesetzt. Diese Nährstoffe stehen wieder dem Phytoplankton bei der Produktion zur Verfügung. Dies geschieht derart rasch, dass analytisch in den Sommermonaten die Phosphate kaum mehr nachgewiesen werden können, während die Phytoplanktonpopulation sowohl in Biomasse als auch in Produktion relativ hohe Werte aufwiesen. Das konnte nicht ausschliesslich mit dem Einfluss allochthoner Nährstoffzufuhr erklärt werden, da gerade in der stabilen Sommerschichtung die homogene Verteilung allochthoner, meist punktförmiger Zuflüsse äusserst lange Zeit erfordert und wahrscheinlich nicht vor der folgenden Vollzirkulation zustande kommt.

Die geschilderten Beziehungen sind im Prinzip bekannt. Wesentlich ist jedoch, diesen Kreislauf in den Geschwindigkeiten und der Verfügbarkeit der Komponenten zu werten, einen wieder in kommerziellen Sinn ausgedrückten Liquiditätsausweis zu erbringen.

Man kann den Vorgang der Nährstoffzugabe durch allochthone Einflüsse als langsam bezeichnen. Der autochthone Anfall von Nährstoffen stammt aus der Mineralisation, evtl. auch aus der Tätigkeit freier Enzyme, wie dies von REICHHARDT et al. [58] im speziellen für die Phosphatase nachgewiesen wurde. Dieser Vorgang ist räumlich, wie die vorliegende Arbeit zeigt, ausserordentlich eng mit der Zone, in der das Phytoplankton aufgebaut wird, verbunden. Nährstoffe, die auf diese Weise mobilisiert werden, stehen viel rascher als diejenigen bei allochthonen Einflüssen zur Verfügung.

Durch die bakterielle Mineralisation werden nicht nur Nährstoffe rasch wieder frei, sondern auch CO_2 . Es ist möglich, dass in Mikroschichtungen in Phytoplanktonpopulationen bei hoher Photosynthese CO_2 limitierend wird (KUENTZEL [38, 39]). Wäre die Population nur von Diffusionsvorgängen, dem Eintrag von CO_2 aus der Luft usw., abhängig, dann müssten diese CO_2 -Minima in der unmittelbaren Zellumge-

bung ungleich viel grösser ausfallen. Durch bakterielle Tätigkeit wird CO_2 frei, das sofort für das Phytoplankton zur Verfügung steht. Verschiedene experimentelle Untersuchungen lassen solche Überlegungen als sehr naheliegend erscheinen (LANGE [40]). Ein weiterer Hinweis ist der von OHLE [47] beschriebene Wascheffekt.

Da es sich aber bei diesen Vorgängen um Mikroaustausche handelt, die quantitativ schwer nachweisbar sein werden, müssen die Aussagen über CO_2 -Limitierung in einem Gewässer vorläufig mit einigen Vorbehalten beurteilt werden.

Die geschilderten kausalen Beziehungen gelten für alle am Stoffkreislauf beteiligten, insbesondere für den jeweils limitierenden Faktor.

Dem Phosphor kommt in verschiedenen Seen diese Rolle zu (VOLLENWEIDER [80]). Für eine Phosphorbelastung in einem See ergeben sich die in Abb. 91 und 92 dargestellten qualitativen Beziehungen. Ein allochthoner Phosphatzufluss bewirkt über eine Erhöhung der Produktion eine Vergrößerung des verfügbaren Kohlenstoffs. Dadurch wird aber die Umsatzgeschwindigkeit im «kurzgeschlossenen Kreislauf» erhöht und das Niveau des ganzen Kreislaufs im Sinne einer Zinseszinsrechnung erhöht (Abb. 91). Die Phosphatzugabe wirkt dadurch als Initialfaktor und «Katalysator» für eine viel grössere Erhöhung der Produktion.

Abb. 91/92. «Modell» der Wirkungsweise einer Phosphatbelastung in der trophogenen Schicht.

In Abb. 92 ist die hypothetische Kurve der Umsatzgeschwindigkeit im «kurzgeschlossenen Kreislauf» gegenüber dem assimilierbaren Kohlenstoff dargestellt. In natürlichen Verhältnissen dürfte diese annähernd linear verlaufen, weil eine Bakterienmischkultur auf ein bestimmtes Substratangebot eine annähernd lineare «Antwortsfunktion» gibt (siehe Seite 511). Die Umsatzgeschwindigkeit spricht wegen der «polyvalenten» Bakterienpopulation sehr rasch auf eine Änderung des assimilierbaren Kohlenstoffs an, auch wenn dieser qualitativ variiert.

Prinzipiell gelten die für Phosphat angegebenen Überlegungen für jeden wachstumsbegrenzenden Faktor, sofern er am Stoffwechsel der Bakterien beteiligt ist.

Die Erhöhung des Niveaus des verfügbaren Kohlenstoffs kann aber auch direkt durch eine Zugabe von assimilierbaren Kohlenstoffverbindungen erfolgen; damit kann, ohne dass der limitierende Faktor erhöht wurde, die Produktion bedeutend gesteigert werden.

Für den praktischen Gewässerschutz ergibt sich aus den angeführten Kausalbeziehungen, dass neben den «produktionslimitierenden» Faktoren dem assimilierbaren Kohlenstoff im Gewässer zentrale Bedeutung zukommt.

RÉSUMÉ

1. Un cycle d'un an (1969 à 1970) du Rotsee, un lac très eutrophe, et du lac des Quatre-Cantons (la baie de Horw), qui est mésotrophe, a été examiné du point de vue physique, chimique et biologique. L'accent a été mis sur la détermination quantitative et – de façon plus restreinte – qualitative de la flore bactérienne et son influence écologique.

2. Plus de 30 constituants séparés ont été déterminés dans chaque échantillon. Des relations mathématiques (coefficient de corrélation linéaire) et écologiques dans les diverses profondeurs ont été examinées au cours de l'année. Deux programmes d'ordinateur adaptés à la limnologie ont été mis au point à cette effet (voir l'appendice).

Grâce à ce programme, une série de relations causales a pu être calculée mathématiquement. Quant à la biomasse du Rotsee (tableau 14), il est important de constater que les paramètres suivants se sont révélés comme étant l'enchaînement écologique la plus évident dans la série des corrélations: biomasse – forme spécifique (dominante) du plancton – teneur en P et en N – population en bactéries.

3. La population du phytoplancton du Rotsee a été minutieusement examinée. Les valeurs très élevées (basées sur le poids de la matière fraîche) de plus de 30 mg/l ont été prélevées en avril 1969 et en janvier 1970 (voir fig. 37). Les cryptomanades ont été prédominants, montrant des poussées de croissance en hiver (voir fig. 33).

4. Des expériences intensives et se recoupant ont été effectuées in situ, afin d'étudier le rythme quotidien de la production primaire. Le résultat de la somme des diverses expériences de courte durée est en accord avec ceux d'une expérience d'une journée entière (voir fig. 43 et 45). En été les valeurs maximales de la production primaire dans le lac des Quatre-Cantons se situaient autour de 60 mg C/m³ h, dans le Rotsee en hiver à environ 250 mg C/m³ h.

5. La plupart des bactéries dans l'eau sont en suspension. Elles se trouvent sous forme rachitique appelée «bactérie zymogènes». Les caractéristiques qualitatives de la concentration du substrat et de l'état trophique peuvent être déduit de la morphologie. Des colonies de «Aufwuchs» (microorganismes qui poussent sur le substrat solide) et des zoogloea ont également été observées.

Les formes suivantes, caractéristiques du hypolimnion, ont été trouvées dans le Rotsee: *Thiopedia rosea* (fig. 63), *Lamprocystis roseopersicina* (fig. 65), *Chromatium densegranulatum* (fig. 67), *Leptothrix* sp. (fig. 70).

6. Une densité de bactéries très élevée a été relevée dans les couches de production primaire maximale (fig. 47 et 73). Le comptage de bactéries dans l'épilimnion du Rotsee et du lac des Quatre-Cantons (filtre millipore) donnait de $5 \cdot 10^5$ à $4,4 \cdot 10^6$ bactéries/ml et 10^5 à $1,7 \cdot 10^6$ bactéries/ml respectivement.

7. Une série ascendante de comptes de bactéries (filtre millipore) peut être mise au point pour calculer le degré d'eutrophisation (tableau 25). Mais comme la population des bactéries dépend directement de la disponibilité de substrat il est évident que les paramètres de production soient utilisés pour caractériser l'état trophique.

8. Des bilans de situations particulières (p. ex. disparition quasi-totale de la matière nutritive) ont servi de base de calcul pour évaluer la vitesse de renouvellement dans un cycle intrabiocénotiques par jour (tableaux 28 et 29).

9. Il est inutile de vouloir faire une distinction entre une couche trophogène et une tropholytique, car des processus tropholytiques intenses se déroulent aussi dans la couche trophogène (fig. 89).

Ainsi l'hypholimnion peut devenir une couche trophogène homogène si, comme dans le Rotsee, les bactéries photoautotrophes prédominent (voir fig. 63 et 72).

10. Pour étudier les influences réciproques des phytoplanctons et des bactéries deux séries d'expériences ont été effectuées in vitro. D'une part une culture mixte des deux groupes d'organismes, d'autre part des cultures séparées ont été préparées. Dans le second cas les cultures ont été séparées par un filtre millipore; les interactions extracellulaires sont cependant restées intactes (fig. 85 et 86).

Les observations suivantes ont été faites:

- a) Une augmentation de la croissance d'algues, influencée par la matière nutritive, a produit une augmentation dépendante du substrat et du taux croissance des bactéries (fig. 83).
- b) Les bactéries ont réagi très rapidement au comportement physiologique des algues (fig. 88).

- c) L'accroissement des bactéries dans un système mixte est fondamentalement différent de celui d'un système de substrat défini.

11. Les conclusions suivantes ont pu être tirées grâce à la synthèse des résultats et leur traitement par ordinateur (fig. 90):

- a) La production primaire n'est pas le résultat direct de la concentration du facteur limitant à un moment donné, mais bien de son volume et du taux de son renouvellement.
 b) La vitesse de renouvellement dans un cycle intrabiocénotique dépend du rendement de la population des bactéries qui, de son côté, dépend de la disponibilité en substrat assimilable.
 c) A part son influence sur la vitesse de renouvellement dans un cycle intrabiocénotique, une augmentation du carbone assimilable dans la couche trophique peut mener à une utilisation plus efficace de la matière nutritive, et à une production plus poussée (effet de catalyse).

12. Dans le but de protéger les eaux on peut déduire des relations de causalité mentionnées plus haut, que non seulement les facteurs limitant la production, mais aussi la quantité de carbone assimilable par la population bactérienne mixte sont d'une importance primordiale.

SUMMARY

1. Physical, chemical and biological aspects of a one-year cycle (1969–70) in the high eutrophic Rotsee and the mesotrophic Lake of Lucerne (Horwer Bay) in Switzerland were examined. Attention was focused on the quantitative and, to a more limited extent, qualitative determination of the bacterial flora and its ecological influence.

2. More than thirty individual components were determined in each sample (see p. 528). Mathematical (linear correlation coefficients) and ecological correlations were sought during the course of the year and at various depths. Two computer programs, adapted to limnological data, were developed to this end (see appendix).

A series of causative relations could be determined mathematically thanks to this program. It is important to note that with regard to the biomass in the Rotsee (Table 14) the following parameters in the lake appear to be the most meaningful causative concatenation, ecologically speaking, in this order of correlations: biomass – single plankton form (predominant) – P and N particular content – bacteria population.

3. A detailed examination was made of the phytoplankton population in the Rotsee. Very high values (fresh weight) of over 30 mg/l were noted in April 1969 and January 1970 (see picture 37). The prevailing algal group was the cryptomonads, with peaks in the vegetation development in the winter months (see picture 33).

4. The maximum primary production values (^{14}C -technique) for the Lake of Lucerne in the summer lay around 60 mg C/m³ h and for the Rotsee in the winter around 250 mg C/m³ h. Concentrated, overlapping experiments were carried out in situ to study the daily rhythm of primary production. It was found that the total of the many short experiments corresponded to the results of a full-day experiment (see pictures 43 and 45).

5. Most of the bacteria found in a water body appear in a suspended state. They consist mainly of small starved forms called 'zymogenic germs'. The qualitative characteristics of the substrate concentration and the trophic situation can be deduced from morphology. 'Aufwuchs' colonies and zoogloae were also noted. The following specifically hypolimnetic forms were found in the Rotsee: *Thiopedia rosea* (picture 63), *Lamprocystis roseopersicina* (picture 65), *Chromatium dense-granulatum* (picture 67), *Leptothrix* sp. (picture 70).

6. High bacterial counts were determined in the levels with maximum primary production (pictures 47 and 73). In the Rotsee the epilimnetic bacterial count (membrane-Filter count) was $5 \cdot 10^6$ to $4.4 \cdot 10^6$ germs/ml, in the Lake of Lucerne 10^6 to $1.7 \cdot 10^6$ germs/ml.

7. An ascending series of bacterial counts (MF) can be made with regard to the trophic level (Table 25). But since the bacteria population depends directly on the substrate supply, it seems to be more meaningful to use production parameters for trophic characterization.

8. Tabulations of special situations (for example, almost complete nutrient reduction) were used as a basis to estimate turnover capacity in the intrabiocénotic cycle. It was shown that individual nutrients revealed 4 to 5 intrabiocénotic cycles per day (Tables 28 and 29).

9. Making a distinction between a trophogenic and tropholytic layer is senseless because intense tropholytic processes occur in the trophogenic layer (picture 89).

The hypolimnion as well can become one 'trophogenic layer' if photoautotrophic bacteria are predominant as in the Rotsee (see pictures 63 and 72).

10. In order to clarify the mutual influence of phytoplankton and bacteria on each other, two test series were carried out in vitro. A mixed culture of both organism groups on the one hand and separate cultures, on the other hand, were set up. In the latter case both cultures were separated by means of a membrane filter; however, extracellular influencing remained intact (pictures 85 and 86).

The following observations were made:

- a) A nutrient-induced increase in algal growth brought about a substrate-induced increase in bacterial growth (picture 83).
- b) The bacteria population responded very rapidly to the physiological behavior of the algae (picture 88).
- c) Bacterial growth in a mixed system is basically different from that in a defined substrate system.

11. The following conclusions could be drawn on the basis of a synthesis of the results and their evaluation through data processing (picture 90):

- a) Primary production is not the direct result of a concentration at a particular time but of the turnover volume and velocity of the 'limiting factor'.
- b) The turnover velocity in an intrabiocenotic cycle depends on the performance capacity of the bacterial population, which, in turn, depends on the available quantity of substrate that can be assimilated.
- c) Besides having a bearing on the turnover velocity in an intrabiocenotic cycle, an increase of assimilable carbon in the trophic layer leads to more effective utilization of nutrients and greater production (catalytic effect).

12. For practical water pollution control it can be concluded, on the basis of the causative relations mentioned, that not only the production limiting factors but also the amount of assimilable carbon for mixed bacterial population is of pivotal importance.

LITERATURVERZEICHNIS

- [1] ALLAN, H. J., *Chemo-Organotrophic Utilization of Dissolved Organic Compounds by Planktic Algae and Bacteria in a Pond*, Intern. Rev. gesamt. Hydrobiol. Hydrogr. 54, 1, 1-33 (1969).
- [2] ALSTERBERG, G., *Die Winklersche Bestimmungsmethode für in Wasser gelösten, elementaren Sauerstoff sowie ihre Anwendung bei Anwesenheit oxydierbarer Substanzen*, Biochem. Z. 170 (1926).
- [3] AMBÜHL, H., *Die praktische Anwendung der elektro-chemischen Sauerstoffbedingungen im Wasser*, Schweiz. Z. Hydrol. 22, 23-39 (1960).
- [4] AMBÜHL, H., *Die neueste Entwicklung des Vierwaldstättersees (Lake of Lucerne)*, Verh. Intern. Verein. Limnol. 17, 219-230 (1969).
- [5] AMBÜHL, H., und SCHMID, M., *Bestimmung geringster Mengen von Phosphation im Wasser von Binnenseen*, Schweiz. Z. Hydrol. 27, 172-183 (1965).
- [6] ARTHUR, G. R., und RIGLER, F. H., *A Possible Source of Error in the ¹⁴C-Method of Measuring Primary Productivity*, Limnol. Oceanogr. 12, 1, 121-124 (1967).
- [7] BACHOFEN, R., *Ferredoxin und die CO₂-Fixierung bei Bakterien*, Vischr. Naturf. Ges. in Zürich 111, 2, 225-246 (1966).
- [8] BLOESCH, J., *Sedimentation und Phosphorkreislauf im Vierwaldstättersee (Horwer Bucht) und im Rotsee*, Diss. ETH (in Vorbereitung).
- [9] BREHM, J., *Untersuchungen über den Aminosäurehaushalt holsteinischer Gewässer, insbesondere des Pluss-Sees*, Arch. Hydrobiol., Suppl. XXXII, 3, 313-435 (1967).
- [10] DEUFEL, J., *Zählung von Wasserbakterien auf Membranfiltern mittels Fluoreszenzmikroskopie*, Die Naturwissenschaften 23, 654-655 (1959).
- [11] DEUFEL, J., *Hydrobakteriologische Untersuchungen im Bodensee, I. Über die Vertikalverteilung der Bakterien im Pelagial*, Int. Revue ges. Hydrobiol. 52, 4, 617-626 (1967).
- [12] Dokumenta-Geigy, 7. Auflage, Geigy, Basel (1968).
- [13] DOTY, M. S., NEWHOUSE, J., und ISUDA, R. T., *Daily Phytoplankton Primary Productivity Relative to Hourly Rates*, Arch. Oceanogr. Limnol. 15, 1-9 (1967).

- [14] DÜGGELI, M., *Bakteriologische Studien am Wasser des Rotsees*, Schweiz. Z. Hydrol. 6, 3/4, 216 (1943).
- [15] Einheitsverfahren, deutsche, Verlag Chemie, Weinheim, 3. Auflage (1960).
- [16] FINDENEGG, I., *Bestimmung des Trophiegrades von Seen nach der Radiobikarbonmethode*, Die Naturwissenschaften 15, 368 (1964).
- [17] FINDENEGG, I., *Das Phytoplankton des Piburger Sees im Jahre 1966*, Ber. nat.-med. Ver. Innsbruck 56, 163–176 (1968).
- [18] FOGG, G. E., und WESTLAKE, D. F., *The Importance of Extracellular Products of Algae in Fresh Water*, Verh. Internat. Ver. Limnol. 12, 219–232 (1955).
- [19] GÄCHTER, R., *Phosphorhaushalt und planktische Primärproduktion im Vierwaldstättersee (Horwer Bucht)*, Schweiz. Z. Hydrol. 30, 1 (1968).
- [20] GERLETTI, M., *Primary Productivity Along the Axis of Lake Maggiore*, Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 23, 29–47 (1968).
- [21] GÖCKE, K., *Untersuchungen über Abgabe und Aufnahme von Aminosäuren und Polypeptiden durch Planktonorganismen*, Arch. Hydrobiol. 67, 3, 285–367 (1970).
- [22] GADMAN, C. R., MASON, D. T., und WOOD, B. J. B., *Light Injury and Inhibition in Antarctic Freshwater Phytoplankton*, Limnol. Oceanogr. 8, 313–322 (1963).
- [23] GOLDMANN, C. R., GERLETTI, M., JAVORNICKY, P., MELCHIORRI-SANTOLINI und DE AMEZAGA, E., *Primary Productivity, Bacteria, Phyto- and Zooplankton in Lake Maggiore: Correlations and Relationships with Ecological Factors*, Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 23, 49–127 (1968).
- [24] HARVEY, H. E., und RODHE, W., *The Chemistry and Fertility of Sea Waters*, Cambridge University Press London (1958).
- [25] HELLEBUST, I. A., *Excretion of Some Organic Compounds by Marine Phytoplankton*, Limnol. Oceanogr. 10, 192–206 (1965).
- [26] HIRSCH, P., *Gestielte und knospende Bakterien: Spezialisten für C-1-Stoffwechsel an nährstoffarmen Standorten*, Mitt. Internat. Ver. Limnol. 14, 52–63 (1968).
- [27] HOBBIÉ, J. E., und WRIGHT, R. T., *Bioassay with Bacterial Uptake Kinetics: Glucose in Freshwater*, Limnol. Oceanogr. 10, 471–474 (1965a).
- [28] HOBBIÉ, J. E., und WRIGHT, R. T., *Competition between Planktonic Bacteria and Algae for Organic Solutes*, Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 18, 175–187 (1965 b).
- [29] HOOD, D. W., *Symposium on Organic Matter in Natural Waters*, University of Alaska (1970).
- [30] HUBER-PESTALOZZI, G., *Das Phytoplankton des Süßwassers*, Teil 1–5 in «Die Binnengewässer», Bd. 16 (E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung 1938–1961).
- [31] JANNASCH, H. W., *Kurze Mitteilung zur Anwendung der Fluoreszenzmikroskopie bei bakteriologischen Wasseruntersuchungen*, Ber. limn. Flußstation Freudental VI (1954).
- [32] JANNASCH, H. W., *Zur Ökologie der zymogenen planktischen Bakterienflora natürlicher Gewässer*, Arch. Mikrobiol. 23, 146 (1955).
- [33] KALLE, K., *Das Problem der gelösten organischen Substanz, erläutert an den Verhältnissen im Meerwasser*, Mitt. Internat. Ver. Limnol. 14, 72–82 (1968).
- [34] KRISS, A. E., *Meeresbiologie, Tiefseeforschungen*, Fischer, Jena (1961).
- [35] KRUMMENACHER, T., *Untersuchungen über das Wachstum und die Nährstoffaufnahme von Microcystis sp. in Abhängigkeit der Nährstoffkonzentrationen*, Diplomarbeit ETH (1970).
- [36] KUZNEZOV, S. I., *Die Rolle der Mikroorganismen im Stoffkreislauf der Seen*, VEB Deutscher Verlag d. Wiss., Berlin (1959).
- [37] KUZNEZOV, S. I., und ROMANENKO, W. I., *Produktion der Biomasse heterotropher Bakterien und die Geschwindigkeit ihrer Vermehrung im Rybinsk-Stausee*, Ver. Int. Ver. Limnol. 16, 1493–1500 (1966).
- [38] KUENTZEL, L. E., *Bacteria, Carbin Dioxide and Algal Blooms*, J. W. P. C. F. 41 (10), 1737–1747 (1969).
- [39] KUENTZEL, L. E., *Bacteria-algae-symbiosis – A Cause of Algal Blooms*, American water Resources Association Proceedings Series, Urbana, Illinois, 8, 321 (1970).
- [40] LANGE, W., *Cyanophyta-bacteria-systems: Effects of Added Carbon Compounds or Phosphate on Algal Growth at Low Nutrient Concentrations*, J. Phycol. 6, 230–234 (1970).
- [41] Lebensmittelbuch, schweizerisches, 3. Auflage.
- [42] MÜLLER, R., und WIDEMANN, O., *Die Bestimmung des Nitrat-Ions im Wasser*, Vom Wasser, Jahrbuch für Wasserchem. und Wasserreinigungstechnik (Verlag Chemie) 12, 247–271 (1955).

- [43] NALEWAJKO, C., *Photosynthesis and Excretion in Various Planktonic Algae*, Limnol. Oceanogr. 11, 1, 1–10 (1966).
- [44] NAUWERCK, A., *Die Beziehungen zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken*, Symb. Bot. Ups. 17, 1–163 (1963).
- [45] OHLE, W., *Die hypolimnische Kohlendioxyd-Akkumulation als produktionsbiologischer Indikator*, Arch. Hydrobiol. 46, 153–285 (1952).
- [46] OHLE, W., *Typologische Kennzeichnung der Gewässer auf Grund ihrer Bioaktivität*, Verh. Int. Ver. Limnol. 13, 196 (1958).
- [47] OHLE, W., *Tagesrhythmen der Photosynthese von Planktonbiozöosen*, Verh. Int. Ver. Limnol. 14, 113–119 (1961).
- [48] OHLE, W., *Der Stoffhaushalt der Seen als Grundlage einer allgemeinen Stoffwechseldynamik der Gewässer*, Kieler Meeresforschung 18/3, 107–120 (1962).
- [49] OVERBECK, J., *Primärproduktion und Gewässerbakterien*, Naturwissenschaften 51, 145 (1965).
- [50] OVERBECK, J., *Zur Bakteriologie des Süßwassers. Ergebnisse und Probleme*, GWF 108, 1258–1260 (1967).
- [51] OVERBECK, J., *Prinzipielles zum Vorkommen der Bakterien im See*, Mitt. Internat. Ver. Limnol. 14, 134–144 (1968).
- [52] OVERBECK, J., und Babenzien, H. D., *Bakterien und Phytoplankton eines Kleingewässers im Jahreszyklus*, Z. f. allgem. Mikrobiol. 4, 59–76 (1964).
- [53] PAVONI, M., *Die Bedeutung des Nannoplanktons im Vergleich zum Netzplankton*, Schweiz. Z. Hydrol. 25, 219 (1963).
- [54] PAVONI, M., *Beziehungen zwischen Biomasse und Stickstoffgehalt des Phytoplanktons und die daraus ableitbare Anwendung der Bestimmungsmethoden für die Praxis*, Schweiz. Z. Hydrol. 31, 110–127 (1969).
- [55] POTAENKO, S., *Season Dynamics of Bacterial Total Number and Biomass in Water of Narochan Lakes*, Microbiologia Tom XXXVII, 3, 540–547 (1968).
- [56] POTTER, L. F., *The Effect of pH on the Development of Bacteria in Water Stored in Glass Containers*, Canad. J. Microbiol. 6, 257 (1960).
- [57] PROVASOLI, L., *Organic Regulation of Phytoplankton Fertility*, M. N. Hill (ed.), The sea, V. 2. Interscience, New York, 165–219 (1963).
- [58] REICHHARDT, W., OVERBECK, J., und STEUBING, L., *Free Dissolved Enzymes in Lake Waters*, Nature 216/5122, 1345–1347 (1967).
- [59] RODHE, W., *Standard Correlations Between Pelagic Photosynthesis and Light*, Mem. Ist. Ital. Idrobiol., Suppl. 18, 365–381 (1965).
- [60] RUTTNER, F., *Grundriss der Limnologie*, 3. Auflage, Walter de Gruyter u. Co., Berlin (1962).
- [61] SAUBERER, F., *Empfehlungen für die Durchführung von Strahlungsmessungen an und in Gewässern*, Mitt. Intern. Ver. Limnol. 11 (1962).
- [62] SCHEGG, E., *Die limnische Produktion unter besonderer Berücksichtigung des Bakterienanteils während der Frühjahrsentwicklung in Seen mit verschiedenem Trophiegrad*, Diplomarbeit ETH (1967).
- [63] SCHEGG, E., *Beziehungen zwischen Planktonentwicklung und Bakterien im Vierwaldstättersee und Rotsee*, Schweiz. Z. Hydrol. 30/2, 298–296 (1968).
- [64] SCHEGG, E., *A New Bacteriological Sampling Bottle*, Limnol. Oceanogr. 15, 821 (1970).
- [65] SCHEGG, E., und Ruschke, R., *Beitrag zur Bakterienökologie einiger Seen des Schwarzwaldes und der Schweiz*, Schweiz. Z. Hydrol. 32/1, 192 (1970).
- [66] SCHLEGEL, H. G., *Die Rolle des Kohlendioxydes im Stoffwechsel der Mikroorganismen*, Zbl. Bakt. I. Abt. Org. 191, 177–190 (1963).
- [67] SCHLEGEL, H. G., *Allgemeine Mikrobiologie*, Verlag Georg Thieme, Stuttgart (1969).
- [68] SCHMID, M., *Die Bestimmung kleiner Mengen von organischem Stickstoff im Wasser von Binnenseen*, Schweiz. Z. Hydrol. 30, 244–266 (1968).
- [69] SCHMID, M., und AMBÜHL, H., *Bestimmung geringster Mengen von Gesamtphosphor im Wasser von Binnenseen*, Schweiz. Z. Hydrol. 27, 183–192 (1965).
- [70] SCHWÖRBEL, J., *Methoden der Hydrobiologie*, Verlag Kosmos, Stuttgart (1966).
- [71] SKUJA, H., *Toxonomie des Phytoplanktons einiger Seen in Uppland, Schweden*, Symbolae bot. Upsaliensis 9 (3) (1948), 399 S.

- [72] SOROKIN, JU. I., *On the Trophic Role of Chemosynthesis and Bacterial Biosynthesis in Water Bodies*, Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 18, 187–205 (1965).
- [73] STADELMANN, P., *Stickstoffkreislauf und Primärproduktion im mesotrophen Vierwaldstättersee (Horwer Bucht) und im eutrophen Rotsee, mit besonderer Berücksichtigung des Nitrats als limitierender Faktor*, Schweiz. Z. Hydrol. 33, 1 (1971).
- [74] STAUB, R., *Ernährungsphysiologische autokologische Untersuchungen an der planktischen Blaualge *Oscillatoria rubescens* D. C.*, Schweiz. Z. Hydrol. 23, 1, 83 (1961).
- [75] STEEMANN-NIELSON, E., *The Use of Radioactive Carbon (^{14}C) for Measuring of Organic Production in the Sea*, J. du Cons. 18, 117 (1952).
- [76] STRICKLAND, J. H. D., und PARSONS, T. R., *A Practical Handbook of Seawater Analysis*, Bull. Fish. Res. Board. Can. 167, 41–44 (1968).
- [77] STUMM, W., *Diskussionsbeitrag zum Vortrag von G. A. Rohlich*, Advanc. Water. Poll. Research (London) 2, 216–230 (1964).
- [78] THIENEMANN, A., *Die Binnengewässer*, Stuttgart (1925). *Der Sauerstoff in eutrophen und oligotrophen Seen* (1928).
- [79] UTERMÖHL, H., *Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplanktonmethodik*, Int. Ver. Theor. und angew. Limnol. Mitt. 9, 38 (1958).
- [80] VOLLENWEIDER, R. A., *Die wissenschaftlichen Grundlagen der Seen- und Fließgewässereutrophierung, unter besonderer Berücksichtigung des Phosphors und des Stickstoffs als Eutrophierungsfaktoren*, OECD-Report, Paris, DAS/CSI/68, 28 (1968).
- [81] VOLLENWEIDER, R. A., *Primary Production in Aquatic Environments*, IBP Handbook 12, Blackwell, Oxford and Edinburgh (1969).
- [82] WEINMANN, G., *Gelöste Kohlehydrate und andere organische Stoffe in natürlichen Gewässern und in Kulturen von *Scenedesmus quadricauda**, Diss. Universität Kiel (1968).
- [83] WUHRMANN, K., *Adaptationen bei Gesellschaften von Mikroorganismen im Wasser*, Bibl. Microbiol. Fasc. 4, 52–64 (1964).

APPENDIX

1. In der Arbeit verwendete Abkürzungen

Dimension der eingegebenen Daten

TEMP	Temperatur	Grad Celsius
KAPPA	Leitfähigkeit	Mikrosiemens/cm
MF	Membranfilterbakterien	Tausend Zellen/ml
PLAT	Plattenzahlen	Zellen/ml
SAUER	Sauerstoff	mg/l
PR H	Primärproduktion Hell	mg C _{ass} /m ³ h
PR D	Primärproduktion Dunkel	mg C _{ass} /m ³ h
GELOP	Gelöster organischer Phosphor	µg P/l
GELON	Gelöster organischer Stickstoff	µg N/l
PN	Partikulärer Stickstoff	µg N/l
PP	Partikulärer Phosphor	µg P/l
PH	pH-Wert	
SBV	Alkalinität	mval/l
NITRA	Nitrat	µg NO ₃ -N/l
NITRI	Nitrit	µg NO ₂ -N/l
AMMON	Ammonium	µg NH ₄ -N/l
PHAT	Phosphat	µg PO ₄ -P/l
GES P	Gesamtphosphor	µg P/l
GEL FE	Gelöstes Eisen	µg Fe/l
P FE	Partikuläres Eisen	µg Fe/l
SI OO	Silikat	µg SiO ₂ /l
GES E	Gesamtenergie	Prozent der Oberflächenintensität (=100%)
VG	Grünlicht (533 nm)	Prozent der Oberflächenintensität (=100%)
RG	Rotlicht	Prozent der Oberflächenintensität (=100%)
BG	Blaulicht (423 nm)	Prozent der Oberflächenintensität (=100%)
BIOM	Biomasse, Phytoplankton	µg/ml
CYANO	Biomasse Cyanophyceae	µg/ml
COLORO	Biomasse Chlorophyceae	µg/ml
KONJU	Biomasse	µg/ml
CRYSO	Biomasse Chrysophyceae	µg/ml
DIATO	Biomasse Diatomeae	µg/ml
CRYPT	Biomasse Cryptophyceae	µg/ml
K	Korrelation	
KK	Korrelationskoeffizient	

2. Programme

```

PROGRAM KORRELA (INPUT,OUTPUT)
  DIMENSION JAT(11,3),KMAX(15),T(7),A(14,7,30),SIG(15)
  DIMENSION MES(30),RK(30,30),SEC(2),M(7)
  COMMON X(14),Y(14),N,R
  INTEGER DAT,TEST
  JAT=(SIG(1),2=1,15)=
  10,9877,0,9000,0,8054,0,7293,0,6694,
  10,6219,0,5822,0,5494,0,5214,0,4973,
  10,4762,0,4575,0,4409,0,4259,0,4124)
  TABELLEN NACH GEIGY= TAB. P. 61
  C
  C MERTE FUER 2 ALPHA =0,1
  C
  C DER INDEX 1 SYMBOLISIERTE VERSCHIEDENE DATEN
  C
  C DER INDEX 1 IST DIREKT EIN CODE FUER ART DER MESSUNG
  C
  C K MAX(1)= ANZAHL TIEFENSTUFEN BEIM DATUM MIT CODE NUMMER 1
  C
  C T = DATUM KANN MAXIMAL 14 SEIN
  C
  C K= TIEFE KANN MAXIMAL 14 SEIN
  C
  C L= CODE, ART DER MESSUNG KANN MAXIMAL 30 SEIN
  C
  PRINT 25
  15 FORMAT (1H1)
  I=0
  DO 10 N=1,14
    KMAX(N)=0
    DO 10 K=1,7
      T(K)=0
      JO 10 L=1,30
      A(N,K,L)=0
  11 I=I+1
  1 READ 1,SEE(1),SEC(2),DAT(1,1),JAT(1,2),JAT(1,3)
  1 FORMAT (2A10,3I2)
  L=0
  PRINT 16, SEE(1),SEC(2),DAT(1,1),DAT(1,2),DAT(1,3)
  16 FORMAT (1H0,2A10,3I2,1H,/)
  TEST =DAT(1,1)+DAT(1,2)+DAT(1,3)
  IF (TEST.EQ.0) GO TO 13
  8 L=L+1
  READ 2,M1,MES(1),M(1),M(2),M(3),M(4),M(5),M(6),M(7)
  FORMAT (15,A5,7F10.4)
  IF (M1.EQ.99999)GO TO 111
  IF (M1) 3,9,3
  3 DO 4 J=1,7
    IF (J-1) 6,5,6
    5 T(J)= M(1) 1J=1
    GO TO 4
    6 IF (M(J)) 7,4,7
    7 J=J+1
    T(J)=M(J)
  4 CONTINUE
  KMAX(1)=J
  PRINT 17,M1, MES(L), (T(M),M=1,JJ)
  17 FORMAT (1H ,15,A5,7F10.4)
  L=0
  GO TO 8
  9 CONTINUE
  KE=KMAX(1) $ LMAX=L
  PRINT 43, MES(L), (4(M),M=1,KE)
  43 FORMAT (1H ,5X,A5,7F10.4)
  JO 10 K=1,KE
  A(I,K,L)=M(K)
  GO TO 8
  111 CONTINUE
  PRINT 44,M1
  44 FORMAT (1H ,15)
  GO TO 11
  13 CONTINUE
  IMAX = I-1
  K=0
  DO 40 IS=1,IMAX
    IF (K=GT.KMAX(15)) 46,42
    K=KMAX(15)
    40 CONTINUE
    DO 22 K=1,KH
      PRINT 23,T(K)
    23 FORMAT (1H1,*, KORRELATIONEN IN DER TIEFE *IF7,1,4X,*,HLTR*)
    PRINT 24
    24 FORMAT (1H0,*,VERGLEICHENE REIHEN*4X,*,KORR-KOEF*,3X,*,SIGNIFIKANT*-TE
    1ST*36X,*,GEIGY-TAB P.61*36X*IRRUMSWAHRSCH. 0.1*)
    PRINT 200
    200 FORMAT (1H ,5X,1H,8X,1H7)
    DO 31 MKL=1,30
      DO 31 MK=1,30
        RK(MK,MKL)=0
        LXE=LMAX-1
        DO 21 LX=1,LXE
          LXL=LX+1
          DO 21LY=L,LMAX
            JO 20 I=1,LMAX
            Y(I)= A(LX,L,LY)
            X(I)= A(LY,L,LX)
            DX=0
            JY=0
            DO 60 I=2,IMAX
              DX=DX+X(I)-X(1)
              JY=JY+(1)-Y(1)
            60 CONTINUE
            IF (DX) 21,61
            61 CONTINUE
            IF (JY) 62,21,62
            62 CONTINUE
            N = IMAX
            CALL REG
            NU = N-2
            R=ABS(R)
            IF (RQ.GE.SIG(NU))26,25
            25 PRINT 27,MES(LX),MES(LY),R
            27 FORMAT (1H ,3X,A5,4X,A5,5X,F 8.4)
            GO TO 21
            26 PRINT 28,MES(LX),MES(LY),R
            28 FORMAT (1H ,3X,A5,4X,A5,5X,F8.4,3X,*,SIGNIFIKANT*)
            RK(LX,LY)=R
            21 CONTINUE
            PRINT 23,T(K)
            IF (LMAX.LE.(10)50,51
            50 PRINT 32, (MES(J),J=1,LMAX)
            51 PRINT 33, (MES(J),J=1,LMAX)
            32 FORMAT (1H0,7X,10(A5,5X)/)
            DO33 JS=1,LMAX
            33 PRINT 34,MES(JS), (RK(JS,JT),JT=1,LMAX)
            34 FORMAT (1H ,A5,2X,10(F8.4,4X))
            GO TO 22
            51 PRINT 32, (MES(J),J=1,10)
            DO 35 JS=1,LMAX
            35 PRINT 34,MES(JS), (RK(JS,JT),JT=1,10)
            IF (LMAX.LE.20)52,53
            52 CONTINUE
            PRINT 32, (MES(J),J=1,LMAX)
            DO 36 JS=1,LMAX
            36 PRINT 34,MES(JS), (RK(JS,JT),JT=11,LMAX)
            GO TO 22
            53 CONTINUE
            PRINT 32, (MES(J),J=11,20)
            DO 37 JS=1,LMAX
            37 PRINT 34,MES(JS), (RK(JS,JT),JT=11,20)
            PRINT 32, (MES(J),J=21,LMAX)
            DO 38JS=1,LMAX
            38 PRINT 34,MES(JS), (RK(JS,JT),JT=21,LMAX)
            DIE ZIFFER 30 SOLL DURCH EINEN BERECHNETEN MAXIMALWERT ERSETZT WERDEN
            C
            PRINT 34,MES(JS), (RK(JS,JT),JT=21,LMAX)
            22 CONTINUE
            END

```

3. Eingabedaten

ROTSEE 20. 3.69.

```

1      0.0000  1.0000  2.5000  5.0000  14.0000
TEMP  8.6000   8.2000   6.5000   5.2000   5.2000
KAPPA 250.0000 241.0000 260.0000 269.0000 359.0000
MF 1224.0000 1330.0000 1139.0000 463.0000 3502.0000
PLAT 16927.01001002.0000 9967.0000 4747.0000 1117.0000
SAUER 16.4000 15.5000 14.7000 14.4600 9.0000
PR H 237.3260 83.2280 13.5630 1.0900 4.1890
PR D 5.5353 4.1480 2.7200 1.6100 3.6150
GELOP 352.0000 325.0000 295.0000 298.0000 624.0000
GELON 430.0000 400.0000 290.0000 266.0000 320.0000
P N 1290.0000 1200.0000 780.0000 160.0000 660.0000
P P 15.0000 128.0000 42.0000 14.0000 26.0000
P H 8.5400 8.6000 8.5200 7.4300 8.6000
SBV 2.4480 2.4600 2.4800 2.5800 4.2300
NITRA 550.0000 560.0000 570.0000 690.0000 55.0000
NITRI 7.0000 6.4000 5.8000 4.0000 0.0000
AMMON 90.0000 150.0000 210.0000 930.0000 996.0000
PHAT 46.1800 55.0000 62.5000 168.5000 1710.0000
GES P 542.0000 490.0000 500.0000 515.0000 236.0000
GELFE 15.0000 13.5000 12.5000 12.5000 228.5000
P FE 159.3000 182.0000 170.0000 61.5000 221.5000
SI DO 1.7000 1.3000 1.4000 2.3000 4.9000
GES E 100.0000 15.0000 5.0000 4.000 0.0000
V G 100.0000 41.0000 4.0000 0.000 0.0000
BIOM 27.1800 24.0000 17.0000 2.7100 1.2900
CYANO 1.1100 1.1300 1.5000 0.8800 0.0000
CLORO 3.5430 2.0500 1.7840 4.9600 2.2500
KONJU 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
CRYSO 1.0310 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
DIATO 1.3560 7.9500 6.6110 1.5450 1.7920
CRYPT 18.6780 12.8910 7.0800 2.670 2.270

```

99999

ROTSEE 17. 4.69.

```

1      0.0000  1.0000  2.5000  5.0000  14.0000
TEMP  7.5000  7.6000  7.8000  7.6000  5.9000
KAPPA 261.0000 261.0000 265.0000 267.0000 422.0000
MF 3601.0000 3652.0000 3511.0000 1704.0000 4220.0000
PLAT 32900.00022300.000022960.000014500.0000
SAUER 11.0000 10.4000 9.2000 6.1600 6.7000
PR H 292.7300 115.4870 18.4800 3.6900 5.1870
PR D 6.4500 5.7450 4.6770 2.0890 5.5470
GELOP 34.0000 7.9000 34.0000 52.0000 1.0000
GELON 890.0000 360.0000 630.0000 410.0000 320.0000
P N 1280.0000 1220.0000 890.0000 580.0000 580.0000
P P 130.0000 109.0000 74.0000 120.0000 47.0000
P H 8.2500 8.1500 8.050 7.7500 7.2500
SBV 2.5700 2.6700 2.6500 2.6500 2.9000
NITRA 375.0000 330.0000 360.0000 360.0000 60.0000
NITRI 15.0000 15.0000 37.4000 17.0000 60.0000
AMMON 170.0000 150.0000 871.0000 600.0000 2590.0000
PHAT 113.5000 119.0000 178.5000 133.0000 492.0000
GES P 298.0000 307.0000 286.0000 30.000 540.0000
GELFE 10.5000 8.0000 6.4000 5.0000 6.0000
SI DO 1.5000 1.4000 1.21.0000 18.0000 91.7000
V G 100.0000 1.4000 1.500 2.500 2.6500
GES E 100.0000 20.0000 3.0000 1.000 0.0000
P N 100.0000 28.0000 4.0000 2.000 0.0000
BIOM 32.0000 22.7000 14.9200 17.8700 2.5000
CYANO 1.600 1.700 1.500 1.100 0.600
CLORO 10.6600 7.1500 4.5270 3.9500 2.1600
KONJU 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
CRYSO 4.460 5.190 0.950 0.0000 0.0000
DIATO 2.880 4.230 0.930 0.0000 0.0000
CRYPT 19.2120 13.9310 8.820 3.3140 3.570

```

99999

ROTSEE 22. 5.69.

```

1      0.0000  1.0000  2.5000  5.0000  14.0000
TEMP  10.5000 10.5000 11.4000 8.6000 6.6000
KAPPA 265.0000 260.0000 270.0000 285.0000 322.0000
MF 985.0000 1189.0000 995.0000 1313.0000 3310.0000
PLAT 3200.0000 2140.0000 1760.0000 894.0000 9650.0000
SAUER 11.4000 10.7000 9.2000 1.9200 0.0000
PR H 263.000 43.5350 15.9500 2.1560 5.1670
PR D 1.0740 0.9320 0.5190 1.1850 1.1260
GELOP 41.0000 36.0000 23.0000 19.0000 50.0000
GELON 490.0000 450.0000 450.0000 430.0000 3310.0000
P N 270.0000 410.0000 240.0000 300.0000 930.0000
P P 17.0000 29.0000 15.0000 96.0000 127.0000
P H 8.4900 8.5400 8.5000 7.4000 7.1510
SBV 2.5200 2.5400 2.5600 2.5500 3.1000
NITRA 500.0000 520.0000 520.0000 380.0000 30.0000
NITRI 14.4000 14.2000 13.8000 6.2000 0.0000
AMMON 0.0000 120.0000 250.0000 1090.0000 3600.0000
PHAT 74.0000 74.0000 107.0000 228.0000 630.0000
GES P 132.0000 139.0000 145.0000 343.0000 720.0000
GELFE 19.5000 26.5000 19.0000 12.0000 43.0000
P FE 71.0000 63.5000 110.0000 81.0000 112.0000
SI DO 2.4500 2.0500 2.1000 1.7500 2.3500
GES E 100.0000 47.0000 14.5000 2.4000 0.0000
V G 100.0000 58.0000 20.0000 4.0000 0.0000
BIOM 3.3200 3.0500 1.5000 1.8000 1.4600
CYANO 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
CLORO 1.260 1.650 0.960 0.200 0.040
KONJU 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
CRYSO 0.0000 0.0000 0.0000 0.000 0.110
DIATO 0.0000 0.0000 0.0000 0.000 0.020
CRYPT 2.9430 2.8860 1.2450 1.3680 1.830

```

99999

ROTSEE 10. 6.69.

```

1      0.0000  1.0000  2.5000  5.0000  14.0000
TEMP  19.5000 17.6000 16.2000 263.0000 332.0000
KAPPA 254.2000 260.0000 262.0000 263.0000 332.0000
MF 1029.0000 1296.0000 931.0000 2729.0000 4684.0000
PLAT 5840.0000 4760.0000 2180.0000 750.000012440.0000
SAUER 11.0000 10.8000 10.3000 1.7800 0.0000
PR H 53.1900 50.8760 24.3400 18.8900 1.9910
PR D 1.5370 1.0510 0.8200 1.0000 0.0000
GELOP 44.0000 37.0000 39.0000 36.0000 75.0000
GELON 750.0000 660.0000 380.0000 510.0000 1200.0000
P N 200.0000 210.0000 320.0000 380.0000 750.0000
P P 27.0000 51.0000 23.0000 58.000 32.0000
P H 8.6900 8.6700 8.6200 7.4900 7.0600
SBV 1.9500 2.1000 2.4600 2.6900 3.1300
NITRA 450.0000 470.0000 480.0000 410.0000 50.0000
NITRI 15.0000 15.0000 16.2000 21.2000 0.0000
AMMON 40.0000 30.0000 30.0000 970.0000 370.0000
PHAT 60.0000 72.0000 79.0000 251.0000 762.0000
GES P 137.0000 160.0000 147.0000 315.0000 869.0000
GELFE 29.0000 20.0000 29.0000 16.5000 0.0000
P FE 72.0000 62.0000 84.0000 85.0000 60.0000
SI DO 1.8500 1.8500 1.8500 1.7000 3.8000
GES E 100.0000 50.0000 17.6000 2.1000 0.0000
V G 100.0000 60.0000 24.0000 3.000 0.0000
BIOM 3.2100 5.3100 8.4000 1.8800 1.1200
CYANO 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
CLORO 1.4010 4.8950 7.7500 1.5890 0.030
KONJU 0.0000 0.0000 0.0000 0.000 0.0000
CRYSO 0.0000 0.0000 0.0000 0.000 0.0000
DIATO 0.0000 0.0000 0.0000 0.000 0.0000
CRYPT 1.5080 0.8840 0.5800 2.670 0.0000

```

99999

ROTSEE 10. 7.69.

```

1      0.0000  1.0000  2.5000  5.0000  14.0000
TEMP  18.1000 18.0000 18.2000 14.8000 7.0000
KAPPA 197.0000 199.0000 200.0000 260.0000 320.0000
MF 1881.0000 1382.0000 1158.0000 1024.0000 3792.0000
PLAT 8950.0000 8860.0000 6180.0000 3480.0000 4250.0000
SAUER 11.2000 11.2000 10.8000 1.000 0.0000
PR H 122.9830 72.2960 17.6050 4.0430 1.0400
PR D 1.7150 1.6850 1.5780 1.7430 1.0500
GELOP 32.0000 25.0000 26.0000 20.0000 29.0000
GELON 670.0000 500.0000 670.0000 786.0000 880.0000
P N 210.0000 200.0000 280.0000 270.0000 620.0000
P P 35.0000 41.0000 60.0000 56.0000 41.0000
P H 8.0000 8.3700 8.3300 7.5100 7.1400
SBV 1.9000 1.7700 1.7700 1.7000 3.3400
NITRA 391.0000 398.0000 405.0000 120.0000 0.0000
NITRI 12.0000 12.0000 13.0000 92.0000 0.0000
AMMON 54.0000 150.0000 90.0000 1000.0000 4450.0000
PHAT 4.0000 3.7000 4.6000 244.0000 846.0000
GES P 71.0000 70.0000 93.0000 328.0000 916.0000
GELFE 30.4000 32.6000 33.5000 15.7000 85.0000
P FE 159.3000 147.3000 145.3000 135.7000 102.3000
SI DO 2.4000 2.3000 2.4000 2.0500 5.1000
GES E 100.0000 26.0000 5.0000 3.000 0.0000
V G 100.0000 36.0000 8.0000 6.000 0.0000
BIOM 9.5000 6.2300 4.5600 3.6000 2.6000
CYANO 6.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
CLORO 5.2430 5.0330 4.5600 3.6820 2.640
KONJU 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
CRYSO 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
DIATO 0.0000 0.0000 0.0000 0.000 0.0000
CRYPT 1.130 1.191 1.310 0.0000 0.0000

```

99999

ROTSEE 14. 8.69.

```

1      0.0000  1.0000  2.5000  5.0000  14.0000
TEMP  23.5000 23.4000 22.7000 13.8000 7.2000
KAPPA 183.0000 185.0000 193.0000 241.0000 345.0000
MF 1433.0000 1467.0000 1785.0000 1033.0000 346.0000
PLAT 7720.0000 1520.0000 2690.0000 2460.0000 3360.0000
SAUER 11.9000 11.7000 11.4000 1.0000 0.0000
PR H 59.3960 57.3150 28.5160 10.7360 2.5820
PR D 1.7420 1.7160 1.7810 1.7800 1.0730
GELOP 15.0000 14.0000 12.0000 10.0000 8.0000
GELON 240.0000 180.0000 150.0000 510.0000 1440.0000
P N 250.0000 230.0000 250.0000 400.0000 540.0000
P P 25.0000 21.0000 26.0000 48.0000 27.0000
P H 6.3000 6.4300 6.0900 7.3400 6.9700
SBV 1.3600 1.3200 1.5000 2.7400 3.6400
NITRA 6.0000 6.0000 35.0000 35.0000 10.0000
NITRI 6.000 0.0000 0.0000 10.2000 0.0000
AMMON 0.0000 70.0000 10.0000 520.0000 508.0000
PHAT 2.7000 2.7000 1.7000 2.4000 10.0000
GES P 42.0000 36.0000 41.0000 94.0000 927.0000
GELFE 11.8000 13.3000 22.4000 13.6000 126.1000
P FE 57.6000 50.0000 35.0000 65.0000 125.5000
SI DO 1.7000 1.4500 1.4000 1.5500 5.0000
GES E 100.0000 35.0000 9.0000 1.0000 0.0000
V G 100.0000 45.0000 11.000 1.6000 10.0000
BIOM 7.5100 4.2400 4.5300 14.9000 1.6500
CYANO 0.0000 0.0000 0.0000 0.000 0.0000
CLORO 2.4950 1.8800 1.3300 1.4800 0.4210
KONJU 1.570 0.780 1.030 0.040 0.570
CRYSO 0.940 0.660 0.0670 0.110 0.0000
DIATO 2.7670 1.740 0.890 0.000 0.0000
CRYPT 2.350 2.260 2.120 11.9150 0.0000

```

99999

ROTSEE 11. 9.69.

```

1      0.0000  1.0000  2.5000  5.0000  14.0000
TEMP  17.0000 17.0000 17.6000 15.4000 7.0000
KAPPA 170.0000 173.0000 187.0000 235.0000 370.0000
MF 739.0000 619.0000 850.0000 94.0000 396.0000
PLAT 3970.0000 3620.0000 2180.0000 1560.0000 1660.0000
SAUER 10.9000 16.7000 9.7000 4.200 0.0000
PR H 47.6830 58.3950 60.1486 8.0270 9.5210
PR D 1.5990 1.7820 1.9910 1.3550 0.8760
GELOP 9.0000 9.0000 7.0000 14.0000 90.0000
GELON 230.0000 270.0000 270.0000 240.0000 24.0000
P N 130.0000 160.0000 230.0000 350.0000 540.0000
P P 32.0000 29.0000 33.0000 45.0000 25.0000
P H 8.9000 8.1000 8.1000 7.4000 6.2000
SBV 1.1800 1.2800 1.7500 2.1100 0.4000
NITRA 40.0000 40.0000 70.0000 40.0000 0.0000
NITRI 2.2000 1.4000 2.0000 1.3000 0.0000
AMMON 0.0000 0.0000 10.0000 200.0000 664.0000
PHAT 2.2000 2.1000 1.9000 3.0000 116.0000
GES P 41.0000 41.0000 41.0000 61.0000 43.0000
GELFE 10.5000 14.0000 6.0000 8.6000 132.0000
P FE 45.0000 52.0000 53.0000 56.1000 173.0000
SI DO 7.500 7.500 4.500 1.100 8.2000
GES E 100.0000 36.0000 7.8000 1.5000 0.0000
V G 100.0000 36.0000 15.0000 2.2000 0.0000
BIOM 12.5900 10.2500 3.9000 17.4600 0.6500
CYANO 0.100 1.3400 0.820 1.3100 0.0000
CLORO 0.7670 0.8110 0.8200 0.9960 0.6900
KONJU 0.000 0.000 0.000 0.000 0.0000
CRYSO 0.3320 1.8280 0.5400 0.9730 0.0000
DIATO 0.000 0.000 0.000 0.000 0.0000
CRYPT 0.4590 0.190 0.620 8.4780 0.0000

```

99999

ROTSEE 10.10.69.

```

1      0.0000  1.0000  2.5000  5.0000  14.0000
TEMP  15.6000 15.8000 15.5000 14.2000 6.5000
KAPPA 205.0000 205.0000 206.0000 260.0000 360.0000
MF 1075.0000 1173.0000 1100.0000 867.0000 4870.0000
PLAT 1750.0000 1300.0000 1020.0000 900.0000 900.0000
SAUER 9.9000 9.4000 9.4000 9.3000 0.0000
PR H 55.0432 68.9445 36.3700 4.6993 1.4004
PR D 1.1810 1.2710 1.3000 1.3000 0.3350
GELOP 9.0000 9.0000 9.0000 7.0000 90.0000
GELON 230.0000 340.0000 320.0000 210.0000 400.0000
P N 320.0000 300.0000 290.0000 240.0000 180.0000
P P 27.0000 27.0000 32.0000 51.0000 60.0000
P H 8.3100 8.2600 8.3100 8.2700 6.5300
SBV 1.8200 1.8300 1.8300 1.8300 1.8300
NITRA 10.0000 10.0000 10.0000 20.0000 0.0000
NITRI 1.000 1.000 1.000 1.000 0.0000
AMMON 0.0000 0.0000 0.0000 10.0000 0.0000
PHAT 7.9000 4.3000 6.0000 5.6000 1300.0000
GES P 44.0000 40.0000 47.0000 64.0000 1490.0000
GELFE 21.2000 17.0000 17.0000 10.0000 180.0000
P FE 20.7000 29.6000 47.6000 32.8000 93.2000
SI DO 0.8000 0.8000 0.8000 0.9400 7.0000
GES E 12.0000 38.0000 38.0000 1.0000 0.0000
V G 100.0000 60.0000 29.0000 8.2000 1.000
BIOM 5.7400 4.6700 4.0600 3.2100 0.5100
CYANO 0.0000 0.0000 0.0000 0.000 0.0000
CLORO 1.0640 0.8900 0.630 0.9640 0.4710
KONJU 0.0970 0.1060 0.0410 0.0490 0.0040
CRYSO 0.0000 0.0000 0.0000 0.000 0.0000
DIATO 1.3330 1.2440 0.3170 0.0000 0.0000
CRYPT 2.6350 1.6330 2.0560 1.2030 0.1170

```

99999

ROTSEE 0.11.69.

1 0.0000 1.0000 2.5000 5.0000 14.0000
 TEMP 10.0000 10.0000 11.0000 10.0000 14.0000
 KAPPA 196.0000 293.0000 201.0000 201.0000 400.0000
 MF 686.0000 896.0000 731.0000 1713.0000 3220.0000
 PLAT 4720.0000 5660.0000 3590.0000 3590.0000 690.0000
 SAUER 7.4000 7.3000 7.4000 7.2000 0.0000
 PR H 26.9186 22.2175 6.6766 1.2865 1.3364
 PR U 3.9560 3.6200 2.8230 3.6500 1.0970
 GELOP 14.0000 13.0000 14.0000 14.0000 2.0000
 GELOP 400.0000 320.0000 330.0000 230.0000 240.0000
 P H 210.0000 330.0000 200.0000 350.0000 710.0000
 P P 39.0000 32.0000 27.0000 32.0000 61.0000
 P H 7.8900 7.9100 7.9200 7.8600 6.9300
 SVU 2.1100 2.1100 2.1100 2.1100 4.0000
 NITRA 50.0000 40.0000 30.0000 30.0000 0.0000
 NITRI 2.0000 1.6000 1.4000 1.6000 0.0000
 AMMON 240.0000 320.0000 330.0000 370.0000 570.0000
 PHAT 59.6000 49.0000 44.0000 50.6000 1150.0000
 GES P 104.0000 94.0000 89.0000 98.0000 1109.0000
 GELFE 21.0000 21.0000 21.0000 19.0000 142.9000
 P FE 45.3000 40.8000 43.1000 41.5000 191.0000
 SI DO 1.2000 1.3000 1.2500 1.4000 6.8000
 GES E 100.0000 37.6000 12.4000 1.5000 3.0000
 V G 100.0000 50.0000 26.0000 1.0000 0.0000
 BION 3.4400 3.5800 3.9800 24.8600 15.3900
 CYANO 1.4400 2.9500 2.8600 23.2500 14.7100
 CLORO 1.0000 1.4000 1.3570 1.1800 1.3700
 KONJU 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
 CRYSO 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
 DIATO 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
 CRYPT 0.9950 0.9260 0.7340 0.4180 0.0000

99999

ROTSEE 3.12.69.

1 0.0000 1.0000 2.5000 5.0000 14.0000
 TEMP 5.9000 6.0000 6.0000 6.0000 6.0000
 KAPPA 270.0000 270.0000 260.0000 207.0000 440.0000
 MF 2150.0000 2338.0000 1747.0000 1739.0000 1759.0000
 PLAT 24600.0000 26000.0000 26000.0000 13700.0000 7920.0000
 SAUER 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
 PR H 23.8777 11.7107 5.2194 1.0743 1.5660
 PR J 0.9960 1.1500 1.2090 1.4290 1.4930
 GELOP 34.0000 30.0000 26.0000 35.0000 2.0000
 GELOP 440.0000 290.0000 340.0000 320.0000 360.0000
 P H 360.0000 270.0000 240.0000 260.0000 1240.0000
 P P 30.0000 62.0000 31.0000 37.0000 98.0000
 P H 7.2900 7.3000 7.3000 7.2400 6.1200
 SVU 2.5100 2.4800 2.4400 2.4800 3.5400
 NITRA 30.0000 20.0000 20.0000 20.0000 20.0000
 NITRI 60.0000 64.0000 60.0000 62.0000 0.0000
 AMMON 1200.0000 1330.0000 1340.0000 1330.0000 7200.0000
 PHAT 220.0000 222.0000 216.0000 225.0000 1234.0000
 GES P 284.0000 304.0000 301.0000 303.0000 1434.0000
 GELFE 27.6000 24.7000 22.7000 22.1000 147.2000
 P FE 64.9000 62.1000 59.7000 58.7000 226.6000
 SI DO 2.4000 2.4000 2.4000 2.3500 7.4000
 GES E 160.0000 40.0000 14.9000 2.3000 0.0000
 V G 100.0000 50.0000 26.0000 1.0000 0.0000
 BION 1.5900 6.1400 4.6300 2.5600 0.3500
 CYANO 1.1500 1.2800 0.8300 0.7600 8.2800
 CLORO 0.5900 0.2060 0.9970 0.6020 0.3200
 KONJU 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
 CRYSO 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
 DIATO 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
 CRYPT 1.0930 4.6420 3.6610 1.4070 0.0000

99999

ROTSEE 15. 1.70.

1 0.0000 1.0000 2.5000 5.0000 14.0000
 TEMP 1.2000 1.2000 1.6000 2.2000 4.4000
 KAPPA 303.0000 305.0000 305.0000 300.0000 417.0000
 MF 2704.0000 2216.0000 1424.0000 1930.0000 3302.0000
 PLAT 56000.0000 20000.0000 42000.0000 14000.0000 10000.0000
 SAUER 0.1000 7.9000 7.9000 7.9000 0.0000
 PR H 269.0000 25.4900 3.1000 1.3590 5.3000
 PR D 9.9990 1.8180 1.8330 1.2510 5.0000
 GELOP 267.0000 20.0000 75.0000 62.0000 62.0000
 GELOP 1704.0000 410.0000 380.0000 960.0000 600.0000
 P N 3440.0000 600.0000 930.0000 730.0000 1471.0000
 P P 229.0000 116.0000 73.0000 29.0000 96.0000
 P H 8.0000 7.0000 7.0000 7.0000 7.1000
 SVU 2.6200 2.6200 2.6200 2.4200 4.2500
 NITRA 80.0000 80.0000 160.0000 130.0000 10.0000
 NITRI 15.0000 7.4000 14.2000 14.4000 0.0000
 AMMON 700.0000 950.0000 940.0000 920.0000 9120.0000
 PHAT 220.0000 198.0000 197.0000 199.0000 1620.0000
 GES P 719.0000 324.0000 315.0000 290.0000 1770.0000
 GELFE 8.4000 16.0000 16.0000 17.0000 63.4000
 P FE 31.6000 8.0000 17.0000 12.7000 80.9000
 SI DO 4.1500 2.6000 2.7500 2.9500 7.9500
 GES E 100.0000 17.6000 4.0000 0.0000 0.0000
 V G 100.0000 26.0000 6.0000 0.0000 0.0000
 BION 39.2110 10.4200 23.1900 15.1600 5.0000
 CYANO 1.2000 0.5100 0.7000 0.4000 5.1000
 CLORO 0.0040 0.0040 0.0310 0.0230 0.0560
 KONJU 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
 CRYSO 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
 DIATO 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
 CRYPT 34.1500 17.4010 22.0610 14.0100 0.0000

99999

ROTSEE 18. 2.70.

1 0.0000 1.0000 2.5000 5.0000 14.0000
 TEMP 1.0000 3.0000 3.2000 3.1000 4.2000
 KAPPA 294.0000 297.0000 295.0000 285.0000 382.0000
 MF 1722.0000 1853.0000 2397.0000 1807.0000 5471.0000
 PLAT 21600.0000 5080.0000 15000.0000 10000.0000 12820.0000
 SAUER 6.5000 5.0000 5.7000 5.7000 0.0000
 PR H 30.0000 46.7600 7.7830 2.9900 10.1790
 PR D 2.4000 5.1940 2.1110 4.3380 10.1550
 GELOP 84.0000 69.0000 57.0000 44.0000 98.0000
 GELOP 620.0000 360.0000 470.0000 400.0000 920.0000
 P H 760.0000 600.0000 750.0000 660.0000 580.0000
 P P 109.0000 84.0000 96.0000 84.0000 94.0000
 P H 7.4900 7.6000 7.5100 7.2900 7.1500
 SVU 2.1900 2.3900 2.4000 2.5700 3.2800
 NITRA 400.0000 380.0000 360.0000 360.0000 30.0000
 NITRI 15.0000 15.0000 15.0000 15.0000 0.0000
 AMMON 850.0000 1070.0000 1010.0000 1060.0000 3100.0000
 PHAT 191.0000 191.0000 191.0000 198.0000 767.0000
 GES P 384.0000 344.0000 344.0000 332.0000 912.0000
 GELFE 17.2000 15.0000 15.4000 14.0000 44.2000
 P FE 23.0000 17.4000 27.0000 20.4000 45.0000
 SI DO 2.9500 2.9000 2.9000 2.6900 4.8000
 GES E 100.0000 26.0000 5.3000 0.5000 0.0000
 V G 100.0000 40.0000 9.5000 1.0000 0.0000
 BION 23.5700 14.9930 17.4200 10.7200 1.8000
 CYANO 1.2000 0.0100 0.0100 0.0200 1.6000
 CLORO 0.0000 0.0040 0.0030 0.0020 0.0000
 KONJU 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
 CRYSO 3.3940 0.2320 1.1760 0.3520 0.0000
 DIATO 0.0000 0.0040 0.1210 0.1600 0.0000
 CRYPT 13.6990 9.7390 10.7620 7.1290 0.1110

99999

ROTSEE 23. 3.70.

1 0.0000 1.0000 2.5000 5.0000 14.0000
 TEMP 6.0000 4.0000 4.3000 3.8000 4.4000
 KAPPA 282.0000 290.0000 293.0000 297.0000 393.0000
 MF 4400.0000 3956.0000 3719.0000 2610.0000 6262.0000
 PLAT 56180.0000 42860.0000 50000.0000 13360.0000 4200.0000
 SAUER 12.1000 10.4000 6.9000 4.4000 0.0000
 PR H 104.2270 51.0446 7.0820 0.9850 5.3300
 PR D 1.3670 1.3620 0.9240 0.5050 5.1230
 GELOP 49.0000 42.0000 37.0000 32.0000 22.0000
 GELOP 320.0000 560.0000 350.0000 370.0000 150.0000
 P N 1090.0000 780.0000 500.0000 320.0000 710.0000
 P P 36.0000 60.0000 50.0000 14.0000 116.0000
 P H 8.0000 7.0000 7.6900 7.4600 7.0000
 SVU 2.4400 2.5600 2.5800 2.6200 3.2400
 NITRA 690.0000 700.0000 720.0000 610.0000 46.0000
 NITRI 4.0000 2.0000 2.6000 0.8000 0.0000
 AMMON 420.0000 660.0000 770.0000 1010.0000 4480.0000
 PHAT 108.0000 132.0000 147.0000 182.0000 608.0000
 GES P 195.0000 262.0000 242.0000 232.0000 946.0000
 GELFE 10.0000 17.5000 14.2000 11.6000 26.0000
 P FE 24.7000 13.5000 23.5000 13.5000 26.5000
 SI DO 2.9500 2.2500 2.3000 2.6000 4.6000
 GES E 100.0000 92.0000 2.2500 1.4000 0.0000
 V G 100.0000 12.0000 3.2000 1.2000 0.0000
 BION 20.4730 6.3300 5.6100 1.3500 0.0950
 CYANO 0.6000 0.0000 0.0000 0.0000 1.7000
 CLORO 6.0990 0.8900 0.8100 0.1300 0.0950
 KONJU 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000 0.0000
 CRYSO 0.3490 0.0620 1.1320 0.0000 0.0000
 DIATO 1.0000 0.9500 0.3440 0.0700 0.0000
 CRYPT 12.3140 6.9860 4.9690 1.4300 0.0000

99999

-0.-0.-0.

VIERWALDST.HORN 21. 1.63.

Z	0.0000	2.5000	5.0000	10.0000	15.0000
TEMP	5.1000	5.1000	5.1000	5.1000	5.1000
KAPPA	185.0000	185.0000	185.0000	185.0000	185.0000
MF	185.0000	195.0000	195.0000	195.0000	195.0000
PLAT	82.9000	118.0000	92.0000	153.0000	161.0000
SAUER	11.0000	11.0000	10.6000	11.0000	10.7000
PR H	2.8423	6.5376	7.5251	2.7750	.0000
PR D	.4163	.4073	.7700	.3500	.5940
GELON	170.0000	140.0000	140.0000	130.0000	120.0000
GELOF	5.2000	5.8000	5.4000	5.5000	6.0000
P H	160.0000	70.0000	90.0000	90.0000	90.0000
P P	15.0000	15.8000	15.0000	14.0000	14.0000
F H	7.9000	8.0700	8.3400	7.9500	7.9700
SVB	1.8600	1.0000	1.8500	1.8200	1.7600
NITRA	360.0000	350.0000	350.0000	350.0000	350.0000
NITRI	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
PHAT	3.4000	2.8000	3.2000	3.5000	3.2000
GES P	22.0000	22.0000	21.6000	23.0000	23.0000
F FE	5.0000	12.0000	13.0000	15.0000	20.0000
SI 00	1.6400	1.6300	1.6000	1.6000	1.6000
GELFE	6.5000	6.5000	6.5000	7.5000	8.3000
GES E	100.0000	27.0000	11.9000	22.0000	14.0000
R G	100.0000	10.6000	1.6000	.2500	.0700
V G	100.0000	45.0000	21.0000	4.0000	1.0000
B G	100.0000	25.0000	10.0000	1.0000	.2500

99999

VIERWALDST.HORN 14. 2.69.

Z	0.0000	2.5000	5.0000	10.0000	15.0000
TEMP	5.1000	5.1000	5.1000	5.1000	5.1000
KAPPA	190.0000	189.0000	188.0000	189.0000	188.0000
MF	109.0000	109.0000	110.0000	110.0000	110.0000
PLAT	421.0000	257.0000	237.0000	233.0000	189.0000
SAUER	10.6000	10.6000	10.7000	10.6000	10.5000
FR H	1.6400	6.2100	6.0800	2.4100	.7900
FR D	.1882	.2395	.2721	.3204	.3003
GELON	110.0000	110.0000	130.0000	130.0000	130.0000
GELOF	5.0000	3.4000	4.3000	5.9000	4.8000
P H	70.0000	90.0000	70.0000	70.0000	80.0000
P P	15.0000	15.0000	14.7000	15.0000	14.0000
P H	0.0000	8.0000	8.0000	8.0000	8.0000
SVB	1.8900	1.8900	1.8700	1.8900	1.8900
NITRA	330.0000	330.0000	310.0000	320.0000	310.0000
NITRI	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
PHAT	4.0000	4.0000	4.2000	4.3000	4.0000
GES P	24.0000	23.0000	23.2000	22.1000	23.1000
F FE	14.0000	14.0000	13.6000	14.9000	16.3000
SI 00	1.9500	1.9000	1.9000	1.9000	2.0500
GELFE	6.0000	6.0000	6.0000	6.0000	6.0000
GES E	100.0000	45.0000	18.0000	3.9000	.9000
R G	100.0000	27.0000	11.9000	2.0000	.0000
V G	100.0000	52.0000	27.0000	7.0000	1.0000
B G	100.0000	45.0000	19.0000	3.9000	.7000

99999

VIERWALDST.HORN 14. 3.69.

Z	0.0000	2.5000	5.0000	10.0000	15.0000
TEMP	5.1000	5.1000	5.1000	5.1000	5.1000
KAPPA	189.0000	189.0000	187.0000	189.0000	189.0000
MF	307.0000	299.0000	320.0000	291.0000	190.0000
PLAT	1785.0000	1360.0000	445.0000	299.0000	204.0000
SAUER	11.5000	10.5000	10.2000	12.0000	11.0000
PR H	2.8423	6.5376	7.5251	2.7750	.0000
PR D	.4163	.4073	.7700	.3500	.5940
GELON	170.0000	140.0000	140.0000	130.0000	120.0000
GELOF	5.2000	5.8000	5.4000	5.5000	6.0000
P H	160.0000	70.0000	90.0000	90.0000	90.0000
P P	15.0000	15.8000	15.0000	14.0000	14.0000
F H	7.9000	8.0700	8.3400	7.9500	7.9700
SVB	1.8600	1.0000	1.8500	1.8200	1.7600
NITRA	360.0000	350.0000	350.0000	350.0000	350.0000
NITRI	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
PHAT	3.4000	2.8000	3.2000	3.5000	3.2000
GES P	22.0000	22.0000	21.6000	23.0000	23.0000
F FE	5.0000	12.0000	13.0000	15.0000	20.0000
SI 00	1.6400	1.6300	1.6000	1.6000	1.6000
GELFE	6.5000	6.5000	6.5000	7.5000	8.3000
GES E	100.0000	27.0000	11.9000	22.0000	14.0000
R G	100.0000	10.6000	1.6000	.2500	.0700
V G	100.0000	45.0000	21.0000	4.0000	1.0000
B G	100.0000	25.0000	10.0000	1.0000	.2500

99999

VIERWALDST.HORN 14. 4.69.

Z	0.0000	2.5000	5.0000	10.0000	15.0000
TEMP	5.1000	5.1000	5.1000	5.1000	5.1000
KAPPA	191.0000	191.0000	192.0000	192.0000	190.0000
MF	210.0000	209.0000	210.0000	210.0000	170.0000
PLAT	760.0000	877.0000	929.0000	720.0000	600.0000
SAUER	11.5000	10.5000	11.0000	11.3000	11.7000
PR H	1.8800	7.2289	8.2890	5.1500	1.0730
PR D	.5860	.5945	.5125	.4770	.0350
GELON	130.0000	80.0000	90.0000	110.0000	70.0000
GELOF	5.1000	2.0000	1.8000	1.8000	2.0000
P H	200.0000	120.0000	70.0000	100.0000	90.0000
P P	8.7000	6.8000	12.1000	10.3000	10.7000
P H	8.1500	8.1500	8.1700	8.1300	8.2500
SVB	1.5300	1.5900	1.9000	1.9000	1.9200
NITRA	310.0000	310.0000	320.0000	320.0000	310.0000
NITRI	1.0000	1.0000	.0000	1.0000	1.0000
PHAT	3.4000	3.4000	3.5000	3.7000	4.0000
GES P	15.0000	12.0000	17.0000	15.8000	19.9000
F FE	20.0000	17.0000	22.0000	18.0000	17.2000
SI 00	1.9500	1.9500	1.9500	1.9500	1.9500
GELFE	10.8000	12.0000	6.6000	6.1000	10.6000
GES E	100.0000	44.0000	19.0000	4.0000	1.2000
R G	100.0000	27.0000	11.9000	2.0000	.0000
V G	100.0000	55.0000	29.0000	5.0000	2.3000
B G	100.0000	43.0000	18.0000	3.7000	1.2000

99999

VIERWALDST.HORN 20. 9.69.

Z	0.0000	2.5000	5.0000	10.0000	15.0000
TEMP	15.5000	13.4000	10.5000	7.4000	6.6000
KAPPA	198.0000	198.0000	201.0000	201.0000	192.0000
MF	1131.0000	158.0000	500.0000	480.0000	394.0000
PLAT	2850.0000	270.0000	1070.0000	430.0000	310.0000
SAUER	13.7000	14.0000	11.8000	11.4000	11.3000
PR H	29.8570	36.9530	9.2000	1.0285	.4495
PR D	1.1000	1.3550	.9119	.4840	.2330
GELON	210.0000	180.0000	120.0000	110.0000	110.0000
GELOF	34.0000	5.1000	5.0000	5.0000	3.6000
P H	310.0000	450.0000	230.0000	140.0000	130.0000
P P	34.5000	36.9000	23.5000	16.0000	15.0000
F H	8.7000	8.7200	8.4000	8.2500	8.1500
SVB	1.4000	1.9000	1.9000	1.6000	1.9000
NITRA	160.0000	105.0000	280.0000	360.0000	320.0000
NITRI	5.2000	5.3000	5.0000	2.6000	2.9000
PHAT	3.5000	3.5000	3.5000	2.6000	2.4000
GES P	44.5000	45.5000	30.0000	21.0000	20.0000
F FE	61.9000	70.9000	55.1000	39.2000	11.9000
SI 00	1.5000	1.4900	1.7000	1.6000	1.4000
GELFE	5.0000	7.0000	2.0000	11.9000	4.4000
GES E	100.0000	14.0000	2.5000	1.1000	0.0000
R G	100.0000	15.0000	1.8000	.3000	.0000
V G	100.0000	24.0000	5.0000	.3000	0.0000
B G	100.0000	5.0000	.3000	0.0000	0.0000

99999

VIERWALDST.HORN 17. 6.69.

Z	0.0000	2.5000	5.0000	10.0000	15.0000
TEMP	15.5000	13.4000	10.5000	7.4000	6.6000
KAPPA	198.0000	198.0000	201.0000	201.0000	192.0000
MF	820.0000	334.0000	412.0000	230.0000	234.0000
PLAT	311.0000	314.0000	336.0000	350.0000	314.0000
SAUER	12.5000	12.5000	12.5000	12.5000	12.5000
FR H	24.7910	26.2520	21.5140	2.3000	1.4240
FR D	1.4390	1.2000	1.9140	.5000	.4900
GELON	130.0000	180.0000	190.0000	170.0000	0.0000
GELOF	3.8000	4.0000	5.9000	3.7000	2.9000
F H	22.0000	32.0000	33.0000	22.0000	11.0000
P H	21.0000	21.0000	21.0000	15.0000	14.0000
P H	8.5000	8.5000	8.2000	7.9000	7.8000
SVB	1.8000	1.8700	1.8900	1.8700	1.8100
NITRA	160.0000	160.0000	230.0000	300.0000	240.0000
NITRI	6.2000	5.7000	5.2000	4.0000	4.0000
PHAT	2.2000	2.3000	2.3000	2.3000	2.3000
GES P	27.0000	30.0000	29.2000	21.0000	19.8000
F FE	38.0000	102.0000	43.0000	20.0000	27.2000
SI 00	1.9500	1.1000	1.2000	1.9000	1.9500
GELFE	5.0000	5.0000	5.2000	5.6000	5.6000
GES E	100.0000	22.0000	5.0000	.6000	.1000
R G	100.0000	20.0000	1.0000	.3000	0.0000
V G	100.0000	35.0000	11.0000	1.0000	0.0000
B G	100.0000	19.0000	2.3000	.1000	0.0000

99999

VIERWALDST.HORN 3. 7.69.

Z	15.0000	2.5000	5.0000	10.0000	15.0000
TEMP	15.5000	15.4000	14.8000	10.0000	9.0000
KAPPA	191.0000	195.0000	197.0000	180.0000	185.0000
MF	510.0000	390.0000	420.0000	320.0000	370.0000
PLAT	890.0000	1100.0000	800.0000	470.0000	347.0000
SAUER	11.7000	10.3000	10.4000	9.5000	9.2000
PR H	29.8570	36.9530	11.3580	1.1200	.4210
PR D	1.1740	1.2620	1.3100	.3000	.3780
GELON	120.0000	140.0000	140.0000	120.0000	120.0000
GELOF	6.3000	5.9000	6.2000	4.7000	4.0000
P H	170.0000	170.0000	170.0000	90.0000	30.0000
P P	10.0000	16.0000	12.0000	8.1000	6.0000
F H	8.6000	8.7200	8.2000	8.0000	7.9500
SVB	1.9000	1.9000	1.9000	1.8000	1.8000
NITRA	140.0000	130.0000	220.0000	510.0000	390.0000
NITRI	5.7000	5.7000	9.0000	0.9000	0.9000
PRAT	2.1000	2.0000	1.0000	1.9000	3.0000
ST P	24.0000	24.0000	24.0000	24.0000	24.0000
F FE	54.0000	53.0000	42.0000	32.5000	48.0000
ST O	.0000	.0000	.0000	1.9500	1.0500
G S	7.2000	7.2000	7.2000	10.1000	11.1000
GELOF	16.0000	19.3000	4.5000	.5000	1.0000
B G	10.0000	18.0000	3.0000	.2000	0.0000
PR H	10.0000	10.0000	10.0000	10.0000	10.0000
R G	10.0000	13.0000	1.0000	1.0000	0.0000

VIERWALDST.HORM 9. 9.69.

Z	0.0000	2.5000	5.0000	10.0000	15.0000
TEMP	16.0000	14.4000	13.2000	12.2000	11.2000
KAPPA	174.0000	196.0000	187.0000	180.0000	181.0000
HF	670.0000	1141.0000	669.0000	399.0000	363.0000
PLAT	2700.0000	2340.0000	1330.0000	174.0000	248.0000
SAUER	24.7000	13.0000	10.1000	9.5000	8.6000
PR H	35.0000	58.2700	6.6100	.2350	.1050
FR D	1.3500	2.1350	.6000	.1270	.1650
GELON	130.0000	151.0000	120.0000	30.0000	90.0000
GELOF	2.0000	5.9000	6.2000	6.5000	4.3000
P N	200.0000	390.0000	260.0000	80.0000	30.0000
P P	24.0000	86.5000	22.7000	10.0000	7.7000
P H	8.7700	8.8400	8.3600	8.9500	7.8500
SBV	1.6000	1.8500	1.7800	1.7200	1.7500
NITRA	5.0000	100.0000	160.0000	240.0000	310.0000
NITRI	4.0000	2.9000	2.3000	2.0000	.5000
PHAT	2.0000	1.0000	0.0000	0.0000	0.0000
GES P	36.0000	44.2000	28.0000	10.3000	12.0000
P FE	32.5000	86.2000	69.9000	28.3000	22.0000
SI OD	1.0000	.6000	.6000	.6000	.7500
GELFE	5.8000	3.8000	2.2000	.5000	1.4000
GES E	160.0000	4.1000	.3000	0.0000	0.0000
R G	100.0000	4.2000	.2000	0.0000	0.0000
V G	100.0000	7.0000	.6000	0.0000	0.0000
B G	100.0000	1.2000	0.0000	0.0000	0.0000

99999

VIERWALDST.HORM 7.10.69.

Z	0.0000	2.5000	5.0000	10.0000	15.0000
TEMP	14.0000	14.6000	14.5000	12.6000	11.6000
KAPPA	174.0000	174.0000	182.0000	179.0000	174.0000
HF	1230.0000	1077.0000	1795.0000	1100.0000	820.0000
PLAT	847.0000	3590.0000	2700.0000	980.0000	720.0000
SAUER	12.0000	11.9000	11.4000	7.1000	7.0000
PR D	40.0000	28.7100	7.2000	.5720	.1630
FR D	1.1000	1.2524	1.2860	.0000	.1300
GELON	60.0000	80.0000	80.0000	70.0000	20.0000
GELOF	6.0000	7.2000	6.0000	3.2000	3.7000
P N	230.0000	214.0000	290.0000	70.0000	40.0000
P P	21.0000	22.4000	33.1000	10.0000	9.0000
P H	6.6000	6.6000	6.6000	7.7000	7.6000
SBV	1.0000	1.7000	1.7000	1.7000	1.8000
NITRA	8.0000	9.0000	28.0000	240.0000	330.0000
NITRI	1.0000	.0000	1.0000	10.0000	2.0000
PHAT	1.0000	1.0000	.0000	.0000	.0000
GES P	30.0000	31.2000	41.4000	14.5000	13.0000
P FE	20.0000	18.7000	45.3000	10.5000	10.7000
SI OD	.9000	.9500	.9500	1.1000	1.1500
GELFE	19.2000	29.3000	.9500	.9500	1.5000
GES E	160.0000	13.3000	8.8000	.0000	.0000
R G	100.0000	14.0000	2.2000	.1000	.0000
V G	100.0000	38.0000	14.0000	2.2000	.0000
B G	100.0000	10.0000	3.5000	.2000	.0000

99999

VIERWALDST.HORM 4.11.69.

Z	0.0000	2.5000	5.0000	10.0000	15.0000
TEMP	11.0000	11.0000	11.2000	11.0000	11.0000
KAPPA	184.0000	183.0000	183.0000	180.0000	181.0000
HF	780.0000	1109.0000	587.0000	940.0000	516.0000
PLAT	710.0000	300.0000	380.0000	230.0000	260.0000
SAUER	9.0000	9.4000	9.6000	9.2000	6.3000
PR H	7.9300	21.7372	13.6133	1.6953	.4056
FR D	.5000	6.0221	.4734	.0000	.0000
GELON	70.0000	110.0000	120.0000	130.0000	90.0000
GELOF	2.1000	4.2000	3.9000	3.9000	2.0000
P N	130.0000	100.0000	100.0000	100.0000	20.0000
P P	10.0000	15.5000	18.4000	19.3000	6.0000
P H	8.2200	8.2200	8.2200	8.1700	7.6200
SBV	2.7100	1.7200	1.7200	1.7200	1.7700
NITRA	100.0000	130.0000	130.0000	140.0000	370.0000
NITRI	4.3000	2.6000	2.6000	2.5000	1.0000
PHAT	0.0000	.0000	.0000	.0000	.0000
GES P	18.1000	19.8000	22.9000	23.8000	11.0000
P FE	19.9000	23.4000	19.2000	23.4000	16.3000
SI OD	.9500	1.0000	1.0000	.9500	1.2000
GELFE	9.0000	2.8000	5.4000	3.4000	3.7000
GES E	160.0000	25.0000	8.8000	.0000	.0000
R G	100.0000	22.0000	5.0000	.3000	.0000
V G	100.0000	32.0000	11.0000	1.1000	.0000
B G	100.0000	21.0000	4.5000	.2000	.0000

99999

VIERWALDST.HORM 2.12.69.

Z	0.0000	2.5000	5.0000	10.0000	15.0000
TEMP	0.0000	0.7000	7.2000	7.3000	7.7000
KAPPA	187.0000	180.0000	180.0000	180.0000	186.0000
HF	305.0000	587.0000	298.0000	347.0000	408.0000
PLAT	940.0000	327.0000	121.0000	1450.0000	1273.0000
SAUER	9.6000	9.5000	9.5000	9.5000	8.5000
PR H	4.0300	12.6175	7.5503	1.6003	.0000
FR D	.4943	.1340	.2149	.1402	.1047
GELON	80.0000	100.0000	100.0000	90.0000	110.0000
GELOF	4.3000	5.0000	6.0000	6.5000	6.0000
P N	100.0000	110.0000	110.0000	90.0000	100.0000
P P	10.0000	6.0000	10.0000	10.7000	9.1000
P H	7.9900	7.9500	7.9600	7.9500	7.9900
SBV	1.4300	1.8400	1.8400	1.8200	1.8100
NITRA	330.0000	330.0000	310.0000	300.0000	310.0000
NITRI	1.5000	.0000	1.0000	1.0000	1.2000
PHAT	1.3000	1.8000	1.8000	.0000	.0000
GES P	16.2000	16.2000	16.6000	15.0000	16.2000
P FE	21.1000	21.2000	23.6000	20.3000	21.5000
SI OD	1.1000	1.3500	1.3000	1.3000	1.3500
GELFE	3.7000	4.8000	4.0000	5.6000	5.0000
GES E	160.0000	24.3000	3.8000	1.3000	.0000
R G	100.0000	18.0000	4.0000	.3000	.0000
V G	100.0000	29.0000	15.0000	3.2000	.0000
B G	100.0000	26.0000	9.0000	.9000	.0000

99999

VIERWALDST.HORM 6. 1.70.

Z	0.0000	2.5000	5.0000	10.0000	15.0000
TEMP	4.3000	4.0000	4.5000	4.0000	4.0000
KAPPA	172.0000	172.0000	171.0000	171.0000	171.0000
HF	237.0000	260.0000	278.0000	245.0000	256.0000
PLAT	840.0000	780.0000	700.0000	604.0000	922.0000
SAUER	10.1000	10.1000	10.1000	10.1000	10.1000
PR D	1.1100	.0858	.0858	.0858	.0858
FR D	1.1100	.0858	.0858	.0858	.0858
GELON	80.0000	80.0000	80.0000	70.0000	70.0000
GELOF	4.0000	4.0000	4.0000	4.0000	4.0000
P N	40.0000	50.0000	60.0000	50.0000	40.0000
P P	7.5000	7.7000	7.9000	7.2000	9.2000
P H	7.9200	7.9200	7.9200	7.9200	7.9200
SBV	1.7500	1.8300	1.8300	1.8300	1.8300
NITRA	360.0000	360.0000	360.0000	370.0000	370.0000
NITRI	1.1000	1.1000	1.1000	1.1000	1.1000
PHAT	7.0000	7.4000	7.3000	7.3000	7.3000
GES P	19.8000	20.0000	20.1000	19.8000	21.0000
P FE	4.0000	9.8000	14.5000	13.8000	12.8000
SI OD	1.9000	1.9000	1.9000	1.9000	1.9000
GELFE	8.4000	6.1000	3.8000	4.6000	3.7000
GES E	160.0000	34.0000	17.0000	4.8000	1.0000
R G	100.0000	59.0000	32.0000	10.0000	3.0000
V G	100.0000	31.0000	14.0000	3.5000	.9000

99999

VIERWALDST.HORM 2+. 2.70.

Z	0.0000	2.5000	5.0000	10.0000	15.0000
TEMP	4.0000	4.3000	4.2000	4.3000	4.3000
KAPPA	197.0000	198.0000	198.0000	200.0000	203.0000
HF	211.0000	184.0000	226.0000	228.0000	214.0000
PLAT	970.0000	780.0000	1030.0000	1023.0000	1212.0000
SAUER	10.9000	10.9000	10.9000	10.2000	10.8000
PR D	1.0000	3.4000	2.7500	1.0000	.4400
FR D	.0000	.0000	.0000	.0000	.0000
GELON	60.0000	70.0000	80.0000	70.0000	100.0000
GELOF	2.0000	2.0000	2.0000	2.0000	2.0000
P N	40.0000	40.0000	40.0000	40.0000	50.0000
P P	10.0000	11.1000	11.8000	8.6000	9.4000
P H	7.9000	7.9100	7.9200	7.9300	7.9500
SBV	1.9000	1.8500	1.8500	1.9100	1.8800
NITRA	110.0000	115.0000	120.0000	360.0000	400.0000
NITRI	.0000	.4000	.4000	.4000	.4000
PHAT	11.4000	11.4000	11.4000	12.0000	11.6000
GES P	23.8000	23.9000	24.0000	23.0000	23.8000
P FE	10.0000	17.0000	17.3000	16.4000	14.0000
SI OD	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000	1.0000
GELFE	19.0000	29.4000	14.8000	3.7000	1.0000
GES E	160.0000	5.2000	1.4000	.1000	.0000
R G	100.0000	48.0000	26.0000	8.0000	2.5000
V G	100.0000	35.0000	17.0000	3.1000	.6000

99999

-J.-.-J.-

VERDANKUNGEN

Herrn Prof. Dr. O. Jaag, alt Direktor der EAWAG, möchte ich herzlich danken für die Stellung des Arbeitsthemas und die Möglichkeit, an einem grosszügig ausgerüsteten Institut arbeiten zu dürfen.

Herrn Prof. Dr. W. Stumm, Direktor der EAWAG, bin ich speziell für seine Hilfe und Unterstützung bei der vorliegenden Arbeit zu Dank verpflichtet.

Herrn Dr. H. Ambühl, Leiter der limnologischen Abteilung, danke ich für die Einführung in die Limnologie und die freundliche Unterstützung dieser Arbeit sowie deren kritische Durchsicht.

Die vorliegende Fülle von Daten konnte nur im Teamwork erarbeitet werden. Separate Arbeiten werden andere spezielle Aspekte behandeln und erscheinen. Es untersuchten: J. Bloesch: Phosphorkomponenten und Sedimentationsmessungen, H. Bühner: Sauerstoff und physiologische Gruppen der Schlammflora, P. Stadelmann: Stickstoffkomponenten, Dr. R. Gächter: Phosphorkomponenten im Vierwaldstättersee.

Viele Bestimmungen, insbesondere aber die Seearbeit, wurden in gemeinsamer Anstrengung durchgeführt. Ich möchte an dieser Stelle meinen Kollegen für die loyale Zusammenarbeit und die Überlassung verschiedener Analysenwerte danken.

Für meine Ausbildung als Limnobakteriologe war ein Aufenthalt im Max-Planck-Institut für Limnologie in Plön, Deutschland, von grosser Bedeutung. Herrn Direktor Prof. Dr. J. Overbeck sei für sein Entgegenkommen herzlich gedankt.

Danken möchte ich Herrn Dr. Deufel, staatliches Institut Langenargen, der mich in die Direktzählmethode der Bakterien einführte, ebenso Herrn Prof. Dr. Würzler, Zoologisches Institut der ETH, für seine Hilfe bei der computergerechten Verarbeitung der Daten.

Im weiteren bin ich Frau Dr. Bosli-Pavoni und Frau Weber für die Hilfe bei der Auszählung von Planktonproben und Herrn Szabo für wertvolle Diskussionen zu besonderem Dank verpflichtet.

Nicht zuletzt danke ich meiner Frau, Dr. med. M. Schegg, für Geduld und Hilfe.

Die Arbeit wurde mit der Unterstützung der «Stiftung der Wirtschaft zur Förderung des Gewässerschutzes in der Schweiz» durchgeführt.

Adresse des Autors: Dr. Ernst Schegg, Schloss Greifenstein, CH-9422 Staad SG.