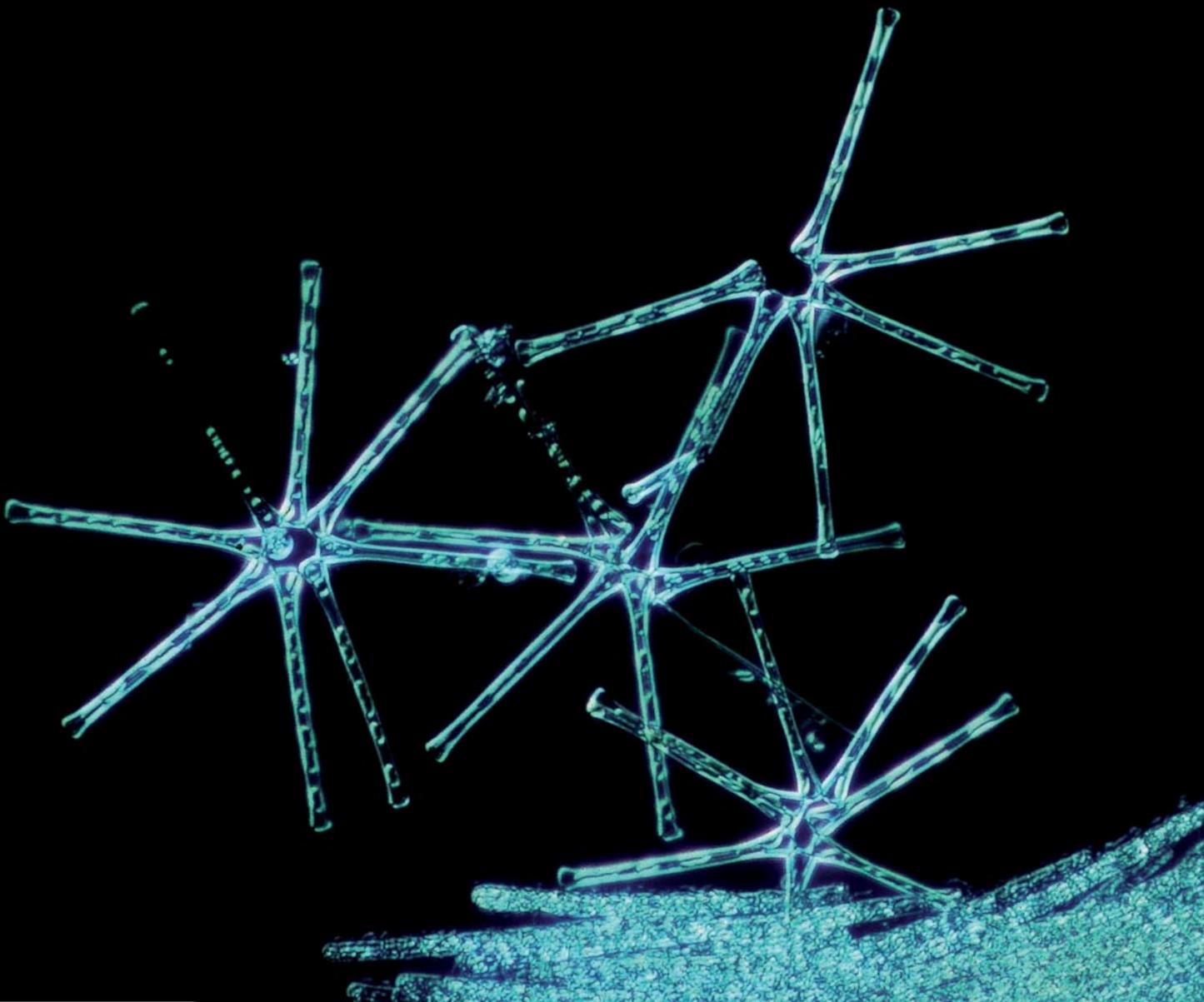


Dr. Hans-Rudolf Bürgi

50 Jahre  
Planktonentwicklung  
im Vierwaldstättersee  
von 1960 bis 2010



# 50 Jahre Planktonentwicklung im Vierwaldstättersee von 1960 bis 2010

## Vorwort / Auftrag

Im Auftrag der Aufsichtskommission Vierwaldstättersee der fünf Anrainerkantone Uri, Schwyz, Obwalden, Nidwalden und Luzern wurden die von der EAWAG erhobenen Plankton-Daten im Vierwaldstättersee von 1960 bis 2010 ausgewertet. Dazu wurden die umfangreichen Rohdaten aufbereitet und nach verschiedenen Kriterien zusammengefasst, die Biomassen für die monatlich erfassten Gattungen/Arten in den Seeteilen Obermatt, Urnersee und Gersauerbecken berechnet und grafisch dargestellt. Weiter wurden Räuber-Beute-Beziehungen analysiert, zusätzliche Plankton-Frischproben bestimmt und der Bericht erstellt. Zur Illustration der Artenvielfalt wurden Mikrofotos und Rasterelektronenoptische Aufnahmen des Planktons eingefügt.

Die wissenschaftliche Analyse einer kontinuierlich laufenden Erhebung über 50 Jahre ist nicht nur mit der immensen Datenmenge konfrontiert, welche sich aus der Multiplikation der räumlichen Dimensionen (mehrere Probenahmestellen und Tiefenraster), der zeitlichen Dimension (monatliche Intervalle oder kürzer) und der Artenvielfalt ergibt, sondern auch mit methodischen Anpassungen. Der Wunsch nach einem möglichst einheitlichen – und damit gut vergleichbaren – Material, steht dem Bestreben gegenüber, möglichst zeitgemässe Techniken anzuwenden. Aus diesem Grunde mussten frühere Daten oft mehrfach berechnet und korrigiert werden.

Da die Verantwortung für die Datenerhebung und Bearbeitung der Planktondaten der EAWAG seit 1972 in den Händen des Autors dieser Studie lag, ergaben sich kaum Probleme bezüglich der Interpretation. Einzig die Dokumentation der ersten zwölf Jahre (von 1960 bis 1972) erforderte vertiefte Recherchen. Im Laufe der Arbeit im Archiv kamen weitere Serien von Zählungen aus dieser Periode zum Vorschein, die im vorliegenden Bericht nun enthalten sind.

Es ist nicht jedem Wissenschaftler vergönnt, die Früchte seiner jahrelangen Arbeit zu ernten. Mit der Erteilung des Auftrags für den vorliegenden Bericht hat mir die Aufsichtskommission Vierwaldstättersee diese Gunst erwiesen. Damit erfüllte sich für mich ein weiterer Wunsch, nämlich den Übergang vom Berufsleben in den „Ruhestand“ gleitend zu gestalten. Da es die Arbeitsgruppe Plankton an der EAWAG seit meiner Pensionierung nicht mehr gibt, wird es in Zukunft recht schwierig werden, die bisherigen Daten zu interpretieren. In diesem Sinne stellt die vorliegende Analyse eine win-win Situation für alle Beteiligten dar, ist es doch die letzte Gelegenheit die Rohdaten aus 50 Jahren Monitoring aus erster Hand zu bearbeiten. Es ist denn auch ein Ziel dieser Arbeit, möglichst viele Informationen zu sichern, um das wertvolle Archivmaterial auch in Zukunft weiter nutzen zu können. Ich danke der AKV für ihr Vertrauen und hoffe mit der vorliegenden Dokumentation ihren Wünschen zu entsprechen.

Dr. Hans-Rudolf Bürgi



# Inhalt

---

<b>1. Historie der Planktonuntersuchung</b> .....	<b>6</b>
1.1 Anfänge der Limnologie .....	6
1.2 Pioniere der limnologischen Forschung am Vierwaldstättersee .....	6
1.3 Gründung des Hydrobiologischen Labors Kastanienbaum .....	6
1.4 Übernahme und Ausbau des Hydrobiologischen Labors durch die ETH/EAWAG .....	6
1.5 Initiierung des Monitorings (physikalisch-chemisch-biologische Zeitreihen).....	7
<b>2. Methodik der Probenerhebung und Datenaufbereitung</b> .....	<b>8</b>
2.1 Probenerhebung .....	8
2.1.1 Analyse der Planktonalgen .....	8
2.1.2 Analyse des Mikrozooplanktons .....	8
2.1.3 Analyse des Crustaceenplanktons.....	8
2.2 Datenaufbereitung, Datenverarbeitung mit EDV .....	9
2.2.1 Datenerhebung.....	9
2.2.2 Datenverarbeitung mit EDV mit Lochkarten.....	9
2.2.3 Datenverarbeitung mit EDV mit Artencodierung .....	9
2.2.4 Auszüge und Biomasseberechnung .....	9
2.3 Berechnung der Biodiversität.....	10
2.4 Berechnung der Evenness .....	11
2.5 Probestellen und vorhandene Datenserien.....	11
2.5.1 Gliederung des Vierwaldstättersees .....	11
2.5.2 Referenz-Stelle Kreuztrichter .....	11
2.5.3 Referenz-Stelle Obermatt .....	12
2.5.4 Analysen der tiefen Seebecken (Gersauerbecken und Urnersee) .....	12
2.5.5 Analysen der Horwerbucht.....	12
2.5.6 Analysen des Alpnersees.....	12
<b>3. Artenvielfalt pro Probe</b> .....	<b>13</b>
3.1 Artendiversität der Phytoplanktonproben.....	13
3.1.1 Zusammenhang zwischen Nährstoffen und Artenausschluss.....	13
3.1.2 Strategien des Überlebens, r-Strategen, K-Strategen .....	13
3.2 Artendiversität der Zooplanktonproben .....	17
<b>4. Entwicklung der Biomasse des Phytoplanktons</b> .....	<b>18</b>
4.1 Systematische Gruppen .....	18
4.2 Einfluss der Nährstoffe .....	18
4.3 Einfluss der Klimaveränderung auf das Plankton.....	20
4.4 Einfluss des Silikatkreislaufs auf die Diatomeen .....	20
4.5 Funktionelle Gruppen .....	22
4.5.1 Der Einfluss von funktionellen Eigenschaften auf das Überleben der Algen .....	22
4.5.2 Veränderung der Austausch-Flächen der Planktonalgen.....	23
4.5.3 Veränderung der mittleren Zellgrösse der Planktonalgen .....	23
4.5.4 Veränderung von Zellform und Zusammenschluss zu Kolonien der Planktonalgen .....	24
4.5.5 Einfluss der Stickstoff-Fixierung .....	25
4.5.6 Entwicklung der Funktionen Beweglichkeit/Grösse .....	26
4.5.7 Entwicklung der r- und K-Strategen .....	27
<b>5. Zooplankton-Entwicklung</b> .....	<b>29</b>
5.1 Mikrozooplankton.....	29
5.2 Crustaceenplankton.....	30
<b>6. Interaktionen Phyto-Zooplankton</b> .....	<b>32</b>
6.1 Räuber-Beute-Beziehungen, grazing.....	32
6.1.1 Die Stellung des Zooplanktons in der Nahrungskette.....	32
6.1.2 Biomanipulationen im Vierwaldstättersee .....	32

6.1.3	Phasenverschobene Entwicklungskurven von Phyto- und Zooplankton.....	32
6.1.4	Räuber-Beute Beziehungen gemäss Lotka & Volterra .....	34
6.1.5	Einfluss des P-Verbots in Textilwaschmitteln.....	36
6.1.6	Entwicklung der Klarwasserstadien.....	38
6.2	Kopplungsstärke der Wechselwirkung Phyto-Zoo .....	42
<b>7.</b>	<b>Diversität und Evenness in Abhängigkeit der Trophie.....</b>	<b>44</b>
<b>8.</b>	<b>Vergleich der Planktonentwicklung in verschiedenen Seebecken .....</b>	<b>46</b>
8.1	Gersauerbecken.....	46
8.2	Urnersee .....	47
<b>9.</b>	<b>Zusammenfassung .....</b>	<b>57</b>
	Nährstoffentwicklung im See.....	57
	Beziehung Nährstoffe vs Plankton .....	57
	Algen als Futter für Zooplankton .....	57
	Probenahme-Methodik .....	57
	Planktodynamik.....	58
	Räuber-Beute-Beziehung .....	58
	Probenahmedichte.....	58
	Artenvielfalt.....	58
	Problematische Algen.....	58
	Zooplankton .....	59
<b>10.</b>	<b>Schlussfolgerungen.....</b>	<b>60</b>
	Methodik: summierende Probenahme.....	60
	Gemeinsame Datenbasis: Alle Werte pro Seeoberfläche .....	60
	Räumlich-zeitliches Probenmuster: zentrale tiefe Stellen monatlich beproben.....	60
	Verhalten des Vierwaldstättersees gegenüber Störungen: Resilienz .....	61
	Zustand des Vierwaldstättersees im langfristigen Vergleich: gesund ohne Magersucht.....	61
	Empfehlung.....	61
<b>11.</b>	<b>Literatur .....</b>	<b>62</b>
<b>12.</b>	<b>Anhang .....</b>	<b>64</b>
12.1	Probenahme-Technik .....	64
12.2	Auszählmethodik für Plankton.....	64
12.3	Schichtungsverhalten der Algen an den drei Stellen Kreuztrichter, Gersau und Urnersee anhand von Kulissendarstellungen .....	65
12.4	Artenliste des mehrfach beobachteten Planktons im Vierwaldstättersees (ohne eingeschwemmte Ufer- und Bodenformen).....	82
12.4.1	Phytoplankton.....	82
12.4.2	Zooplankton .....	85
12.5	Codierungsliste der EDV-Eingaben .....	86
12.6	Mikroskopische Abbildungen .....	105
12.6.1	Goldalgen und Kieselalgen .....	105
12.6.2	Kieselalgen .....	106
12.6.3	Chlorophyta (Grünalgen) .....	107
12.6.4	Chlorophyta (Jochalgen).....	108
12.6.5	Dinophyta (Panzerflagellaten) .....	109
12.6.6	Protozoa (Wurzelfüssler).....	110
12.6.7	Protozoa (Wimpertiere) / Mollusca (Muschellarve) .....	111
12.7	Elektronenoptische Abbildungen .....	112
12.7.1	Kieselalgen.....	112
12.7.2	Schuppen und Nadeln von Goldalgen .....	118

# Kurzzusammenfassung / Abstract

---

Im Auftrag der Aufsichtskommission Vierwaldstättersee (AKV) wurden die von der EAWAG erhobenen Planktondaten von 1960 bis 2010 ausgewertet, interpretiert und in einem Bericht zusammengestellt. Neben der Beschreibung der Planktonentwicklung, enthält der Bericht einen Überblick über die Geschichte des hydrologischen Labors in Kastanienbaum sowie der Planktonuntersuchungen im Vierwaldstättersee.

Das Plankton des Vierwaldstättersees wurde von der EAWAG/ETH während 50 Jahren in monatlichen Intervallen an den Referenzstellen Kreuztrichter bzw. Obermatt untersucht. Zusätzliche Proben wurden während einigen Jahren im Gersauerbecken und Urnersee erhoben.

Neben der Individuendichte wurde die Biomasse und die Austauschoberfläche der Biomasse sowohl vom Phytoplankton (pflanzlicher Teil) als auch vom Zooplankton (tierischer Teil) berechnet und jeweils auf 1 Quadratmeter Seeoberfläche summiert. Die Daten wurden nach funktionellen Kriterien wie Grösse, Vermehrungsrate, Beweglichkeit, Form, u.a. beziehungsweise nach systematischen Klassen (Grünalgen, Jochalgen, Goldalgen, Kieselalgen etc.) zusammengefasst. Soweit zeitparallele Untersuchungsreihen an mehreren Stellen gleichzeitig stattfanden, wurde diese zum Vergleich der Seearale genutzt.

Kernpunkt der Auswertung galt der Veränderung der Biodiversität (Artenvielfalt und Ausgewogenheit der Besiedelung) in Abhängigkeit von der Eutrophie. Auch die Wechselwirkungen (Räuber-Beute-Zyklen) wurden vertieft analysiert.

Die Auswertung zeigt, dass Schlüsselarten wie die „Burgunderblutalge“ *Planktothrix rubescens* sehr extrem auf Veränderungen reagieren und das gesamte Nahrungsnetz beeinflussen. Klare Abhängigkeiten weisen auch Diversitätsindices auf, wobei diese sowohl von der Ausgewogenheit wie von der Artenvielfalt bestimmt sind. In den Jahren mit hoher Nährstoffversorgung konnten die Algen nicht nur mehr Biomasse erzeugen, sie waren auch weitaus dynamischer im räumlich-zeitlichen Muster, insbesondere im Zusammenspiel mit dem algenfiltrierenden Zooplankton ergaben sich heftige Räuber-Beute-Zyklen, die im Mai/Juni regelmässig in einem Klarwasserstadium gipfelten.

Der See hat sich in den letzten 20 Jahren nachhaltig auf einem oligotrophen (nährstoffarmen) Niveau eingespield. Die Kopplung zwischen Zoo- und Phytoplankton ist schwächer geworden und die Dynamik der Planktonentwicklung hat sich abgeflacht. Da der See insgesamt planktonärmer und damit klarer wurde, verschwanden auch die durch die Biologie verursachten Klarwasserphasen. Die heute vorherrschenden Planktonarten passen zu einem natürlichen oligotrophen Voralpensee. Von dieser Artenzusammensetzung geht keine unmittelbare Gefahr für Mensch und Umwelt aus, insbesondere sind die früher häufigeren Cyanobakterien, die auch Toxine produzieren können, sehr selten geworden.

Obwohl die heutige Situation besser ist als jene vor 50 Jahren, sind wir noch weit entfernt vom Zustand wie er vor Hunderten von Jahren war. Die spärlichen frühen Planktondaten vor mehr als 100 Jahren belegen, dass der See damals biologisch sehr dünn besiedelt war. Die Organismen waren extrem nährstofflimitiert, der Fischertag gering. Es wurden nur wenige Spezialisten-Arten beobachtet. Heute kann also bezüglich Phosphorgehalt und Planktongemeinschaft von einem gesunden See gesprochen werden, der nicht unter Magersucht leidet.

Der heutige Zustand des Sees bezüglich Nährstoffsituation und Planktongesellschaften erfüllt alle gesetzlichen Auflagen, die für die Freiwasserzone gelten. Handlungsbedarf besteht aber über weite Strecken am Ufer, das die Kinderstube des Planktons bildet. Dieses ist oft naturfremd (Verbauungen, Parklandschaft). Die naturnahen Stellen beschränken sich weitgehend auf die Steilufer, wo der urbane Druck gering ist. Anstrengungen müssen somit in die Revitalisierung von Uferzonen gehen.

Nicht nur die Revitalisierungsplanung und Revitalisierung der Fliessgewässer, sondern auch der Seeufer ist nun aktiv anzugehen, gemäss der soeben in Kraft getretenen revidierten Gewässerschutzverordnung von 2011.

Für die langfristige Trendanalyse wird empfohlen, mit einem chemisch-physikalischen Monitoring von zwei Untersuchungen pro Jahr weiter zu fahren. Die Anzahl Plankton-Proben kann reduziert werden. Wegen der Plankton-Dynamik sollten diese nicht unter 8 bis 9 pro Jahr fallen, sonst verpasst man die Entwicklungsphasen der Algen.

# 1. Historie der Planktonuntersuchung

## 1.1 Anfänge der Limnologie

Die Limnologie, die Wissenschaft der Binnengewässer, hat Ihre Wurzeln in der Schweiz. 1901 verfasste François-Alphonse Forel das "Handbuch der Seenkunde, allgemeine Limnologie". Der Begriff Limnologie wird hier formal erstmals als neue Wissenschaft geprägt. Viel umfangreicher war seine 3-bändige Monographie über die Limnologie des Genfersees, die 1904 fertig gestellt wurde. Die Limnologie ist also eine vergleichsweise junge Wissenschaft, welche die Lebensgemeinschaften (Biocoenose) der Binnengewässer in Wechselwirkung mit sich selbst und mit dem Lebensraum (Biotop) erforscht. Forel war auch an der Erforschung des Vierwaldstättersees beteiligt (Tiefenfauna und Hydrographie).

## 1.2 Pioniere der limnologischen Forschung am Vierwaldstättersee

1896 konstituierte sich die Kommission zur wissenschaftlichen Erforschung des Vierwaldstättersees unter der Obhut der Naturforschenden Gesellschaft Luzern. Faunistische Arbeiten entstammen der Zoologischen Anstalt der Universität Basel. F. Zschokke, damaliger Präsident der Schweizerischen limnologischen Kommission, erforschte die Tiefenfauna des Vierwaldstättersees. Sein Schüler G. Burckhardt aus Basel untersuchte Ende des 19. Jahrhunderts das Zooplankton quantitativ, wobei er auf den vereinzelt Vorarbeiten von G. Asper aufbauen konnte. Aus den Reihen der Naturforschenden Gesellschaft Luzern bearbeitete der Physiker und Meteorologe Xaver Arnet physikalische Eigenschaften des Vierwaldstättersees.

Etwa zur gleichen Zeit arbeitete der Luzerner Kantonsschullehrer Hans Bachmann als begeisterter Planktologe am Vierwaldstättersee. Er verglich das Phytoplankton der Schweizer Seen bis in die alpine Stufe und international in Schottland, Russland, Grönland und Ostafrika.

## 1.3 Gründung des Hydrobiologischen Labors Kastanienbaum

1910 ergreift Hans Bachmann die Initiative, um eine Arbeitsstätte für die junge hydrobiologische Wissenschaft zu schaffen. Mit Hilfe privater Gönner kann er ein kleines bestehendes Bootshaus mit Obergeschoss übernehmen und als Hydrobiologisches Laboratorium Kastanienbaum einrichten. Bis zu seinem Tode im Jahre 1940 führt er während 25 Jahren als Präsident der Hydrobiologischen Kommission HBK dieses Laboratorium, aus dem – im Gegensatz zu der bescheidenen Einrichtung – namhafte Arbeiten (auch von ausländischen Gästen wie Saunders und Worthington aus Cambridge) hervorgehen und den Namen Kastanienbaum in der Gewässerforschung etablieren.

Während dieser Periode beobachtete Hurter die Litoralalgen. Anton Birrer schrieb seine Doktorarbeit zum Thema der Rädertierfauna im Vierwaldstättersee. Adam und Birrer widmeten sich sodann auch den hygienischen Keimzahl Untersuchungen.

1938 konnte unweit des ersten Laboratoriums, das inzwischen zu klein geworden war und nur noch vom See her zugänglich war, ein grösseres und spezifisch auf die Bedürfnisse eingerichtetes Bootshaus/Labor bezogen werden. Während der Kriegsjahre und der frühen Nachkriegszeit liefen die Untersuchungen des Vierwaldstättersees auf Sparflamme, denn der Betrieb wurde immer noch privat von idealistisch gesinnten Gönnern bezahlt. 1948 leitete Prof. O. Jaag den Kongress der internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie, bei dem auf neutralem Boden auch die Limnologen aller Kriegsparteien teilnehmen konnten. Bei dieser Gelegenheit konnte Kastanienbaum einem breiteren Kreis von Fachleuten vorgestellt werden.

## 1.4 Übernahme und Ausbau des Hydrobiologischen Labors durch die ETH/EAWAG

Nach längeren Verhandlungen, die sowohl von Geberseite (Naturforschende Gesellschaft Luzern) wie auch von der Eidgenossenschaft (bzw. ETH) als Beschenkte intensiv geführt wurden, übernahm der Bund 1960 das Gebäude unter der Verpflichtung, dass das Labor stets der hydrobiologischen Wissenschaft zu dienen hat.

Nach Vergrößerung und vollständiger Renovation konnte das Labor 1964 erneut für Forschungs- und Schulungszwecke in Betrieb genommen werden. Dank grosszügiger Unterstützung durch die „Stiftung der Wirtschaft zur Förderung des Gewässerschutzes in der Schweiz“ war es nun neu ausgestattet mit Forschungsbooten und je 20 WILD M20 Forschungsmikroskopen und 20 M5 Stereomikroskopen. Während die Boote (die „Hans Bachmann“ und die „Gloeocapsa“) vor wenigen Jahren aus dem Verkehr gezogen werden mussten, sind die

Mikroskope nach nunmehr 50 Jahren noch immer zu Kurszwecken verfügbar. In meiner Studienzeit war es mir in den 60er Jahren vergönnt, das Plankton durch diese Optik kennenzulernen und es später selbst weiter zu erforschen. Jahrzehnte mit voll ausgebuchten alljährlichen Kursen in Hydrobiologie der ETH und andern Hochschulen setzten neue Impulse der Gewässerforschung. 1976 wurde das neue Forschungsinstitut der EAWAG eingeweiht, das nun zu einer Kaderschmiede für multidisziplinäre Limnologen wurde. Mit dem Zukauf der benachbarten Liegenschaft konnte der Komplex noch um Unterkünfte und Hörsaal ergänzt werden. Damit wurde die Vision von Hans Bachmann von einer limnologischen Arbeitstätte mit internationaler Ausstrahlung erfüllt.

### **1.5 Initiierung des Monitorings (physikalisch-chemisch-biologische Zeitreihen)**

Die Bereitstellung dieser Infrastruktur kam gerade richtig, um die sich immer auffälliger abzeichnende Eutrophierung des Vierwaldstättersees zu erforschen. Gegenüber den früheren Messungen der Durchsichtigkeit von Arnet (1898), die noch eine mittlere Sichttiefe von 10.6 m für die ganze Untersuchungszeit bei der Stelle Seeburg (vergleichbar zum Kreuztrichter) ergab, brach die Transparenz des Sees infolge erhöhter Absorption durch schwebende Planktonorganismen bis zu den Siebzigerjahren deutlich ein. Die Jahresmittel der Sichttiefe unterschritten nun zeitweilig die 5 m Marke (Wicki, 1977). Der Start der Intensiv-Untersuchungen der EAWAG 1960 verpasste damit die oligotrophe Ausgangssituation, wie sie noch Bachmann und seine Mitstreiter zu Beginn des 20. Jahrhunderts erlebten (Ambühl, H. 1969).

Musste man sich in den 60er Jahren noch den Vorwurf gefallen lassen, dass vom Vierwaldstättersee – gemessen an seiner touristischen und historischen Bedeutung in der Wiege der Schweiz – wissenschaftlich wenig publiziert wurde, konnte dieser Einwand in der Zeit seither total entkräftet werden. Im Bildband „Vierwaldstättersee und sein Einzugsgebiet“ listet der Herausgeber Pius Stadelmann (2007) über 130 Originalarbeiten und Studien mit Bezug zum Vierwaldstättersee auf, welche naturwissenschaftliche Aspekte der Physik, Chemie, Biologie des Sees und angewandte Themen des Gewässerschutzes zum Inhalt haben. Dabei sind nur die von den Autoren des Bildbandes zitierten relevanten Arbeiten vermerkt, viele weitere Publikationen zu vielen Spezialgebieten sind darin noch nicht berücksichtigt. Dass diese fast exponentiell gewachsene Informationsflut realisiert werden konnte, wurde erst durch ein gut durchdachtes und auf soliden Methoden basierendes Monitoring ermöglicht. Zahlreiche Fragestellungen nehmen Bezug auf die Nährstoffversorgung oder auf physikalische Parameter.

Der Multiplikator aus 40 bis 50 Jahren mit monatlichen Probenahmen von rund 30 chem/phys. Parametern bzw. ca. 150 biologischen Arten in 12 Tiefenstufen ergibt mehrere Hunderttausend Daten, die in keinem Report und schon gar nicht in einer wissenschaftlichen Zeitschrift zu veröffentlichen sind. Es sind daher EDV-Programme nötig, die aus den Einzeldaten funktionelle und systematische Kriterien herausfiltern und kondensieren.

Umfangreiche Dokumentationen über den Vierwaldstättersee und sein Einzugsgebiet sind in den Berichten von Bühler & Ambühl 1996 und Bloesch (1994) enthalten.

Im vorliegenden Bericht kamen insbesondere spezifische EDV-Programme von Dr. H. Bühler zur Anwendung, für die ich an dieser Stelle nochmals meinen besten Dank aussprechen möchte.

## 2. Methodik der Probenerhebung und Datenaufbereitung

### 2.1 Probenerhebung

#### 2.1.1 Analyse der Planktonalgen

Die Phytoplanktonproben wurden zu Beginn des Monitorings aus den gleichen Wasserproben für die chemische Analytik abgezweigt. Je 100 ml Seewasser wurden mit 2 Tropfen Lugol'scher Lösung fixiert. Davon wurden im Labor 50 ml in Röhrenverbundkammern gefüllt und während mindestens 2 Tagen ruhiggestellt bis die spezifisch schwereren Planktonpartikel auf die Bodenplatte absedimentiert waren.

Im Umkehrmikroskop konnten diese dann identifiziert und streifenweise gezählt werden. Diese Technik wurde von Utermöhl (1958) kurz vor Beginn des Überwachungsprogramms als Standardmethode etabliert. Abbildungen zur Technik siehe Anhang.

Die Bearbeitung einer einzigen Probe erfordert Fachwissen und ist zeitintensiv. Für eine Probe muss mit rund einem Tag Arbeit gerechnet werden. Um diesen Aufwand in Grenzen zu halten, reduzierte man die Zahl der Proben indem mehrere Tiefenstufen mit aliquoten Anteilen zu einer Mischprobe addiert wurden (z.B. 0-10 m, 10-20 m). Mit der Entwicklung eines summierenden Wasserschöpfers durch R. Schroeder (1969) wurde die Probenahme auf die Stufe 0-20 m vereinheitlicht. Trotz geringerem Zähl-Aufwand war die Information, die man mit dieser einzigen Probe

gewann, eher genauer, denn es hatte sich gezeigt, dass die Planktonorganismen oft scharf lokalisierte Horizonte bildeten, die durch die punktförmig erhobenen Proben nicht anteilmässig abgebildet wurden. Die summierenden Wasserproben hingegen enthielten von jeder Wasserschicht die gleiche aliquote Menge Wasser. Mit einer einzigen Probe von bloss 100 ml Wasser lässt sich ein See weitgehend charakterisieren, weil die Phytoplankton-Arten in hohen Individuendichten vorkommen und sich dank Wirbeldiffusion und Strömungen dauernd vermischen.

#### 2.1.2 Analyse des Mikrozooplanktons

Die Mikrozooplanktonzählung berücksichtigt Protozoen und Rotatorien. Diese zwei Organismengruppen bestehen aus kleinen Arten, die ähnlich wie die Algen mit Hilfe des Umkehrmikroskops in der Phytoplankton-Lugolprobe gezählt werden können. Üblicherweise muss dazu der gesamte Kammerboden (mit allen Individuen aus 50 ml) abgesucht werden.

#### 2.1.3 Analyse des Crustaceenplanktons

Das Makrozooplankton mit Crustaceen und Dipterenlarven ist in einem Liter Seewasser oft nur mit vereinzelt Exemplaren vertreten. Für statistisch signifikante Messungen muss der Inhalt von 10 bis 100 l Seewasser mittels Filternetzen extrahiert werden. Diese Netztechnik stand erst nach 1975 in einer quantitativen Version zur Verfügung (Bürgi, 1983), welche in den Folgejahren mit einem Trägheitsauslöser mit Kippmechanismus ergänzt wurde. Damit waren auch Stufenfänge möglich, die ohne Zeitverzögerung und damit ohne Gefahr einer Verfälschung der Daten erhoben werden konnten. Die Crustaceenproben wurden mit Formaldehyd fixiert (Endkonzentration 2-4%). Zur Zählung wurden mit einer Stempelpipette mehrere Subsamples (je nach Bedarf 4-20% der Gesamtprobe) in Plexiglaszählkammern mit Unterteilungen überführt und vollständig gezählt.

**Die Lugol'sche Lösung** wirkt als Imprägnierung der Zellen. Sie besteht zur Hauptsache aus Jod.-Kaliumjodid. Einige Tropfen Lugol auf einen Liter Seewasser genügen, um Bakterien und Planktonzellen abzutöten. Im Gegensatz zu Alkohol oder Formalin wirkt Lugol nicht stark osmotisch und schützt auch empfindliche Zellen vor dem Schrumpfen oder Platzen. Auf diese Weise sind die meisten Planktonarten noch gut erkennbar. Lugol bewirkt allerdings keine Dauerfixierung, nach einigen Monaten können Pilze auskeimen und die Planktonorganismen abbauen.

## 2.2 Datenaufbereitung, Datenverarbeitung mit EDV

### 2.2.1 Datenerhebung

Vor 50 Jahren zu Beginn unserer Datenserie war das Kürzel EDV noch unbekannt. Das Phytoplankton wurde bei der Zählung in Tabellen eingetragen. Die Umrechnung erfolgte von Hand oder mit mechanischen Rechenmaschinen, die auch zu jenem Zeitpunkt nicht alle Grundoperationen erledigen konnten. Zu Beginn des Monitorings wurden noch Kolonien und Fäden gezählt, deren Grösse nachträglich nach Plausibilitätskriterien in Zellen umgerechnet werden mussten. Erst die späteren Erhebungen wurden gleich auf dem Zählprotokoll in Zellen pro Liter eingegeben.

### 2.2.2 Datenverarbeitung mit EDV mit Lochkarten

In einer späteren Überarbeitung wurden die Zahlen aus den Tabellen in EDV-Masken umgesetzt. Die EDV-Eingabe erfolgte bis 1984 mit fixen Positionen auf Lochkarten. Für die zahlreichen Arten waren so 12 verschiedene Kartencodes nötig, jede mit 19 Positionen für die Arten. Die restlichen Stellen der Lochkarte waren für die Zuordnung (See, Datum, Zeit, Stelle, Tiefe, Kartencode) nötig. Die einzelnen Taxa wurden mit drei digitalen Stellen eingetragen. Damit waren zwei signifikante Stellen für die Zahl der Individuen, bzw. Zellen pro Liter kombiniert mit dem 10er Exponent der fehlenden Stellen. Auf diese Weise konnten mit hinreichender Genauigkeit Zelldichten von  $1/\ell$  (Eintrag 010) bis  $99'000'000'000 Z/\ell$  (Eintrag 999) erfasst werden. In der gesamten Datenserie gab es keinen Fall, bei dem dieser Bereich überschritten wurde. Eine Unterschreitung war aus methodischen Gründen unmöglich, weil das ausgezählte Subsample stets ein Bruchteil von einem Liter (Algen/Mikrozoo) bzw. eines  $m^3$  (Crustaceen) war. Beim Zooplankton wurden sinngemäss Individuen pro  $m^3$  eingetragen.

Die Reihenfolge der Arten mussten auf sogenannten Leitblättern für die spätere Identifikation festgehalten werden. Da im Laufe der Zeit Änderungen im Artenkatalog auftraten, die eine Anpassung der Codierungsliste nötig machten, gibt es für jeden See verschiedene Leitblätter (Ein Leitblatt entspricht einem fixen Tabellenkopf mit den erfassten Arten).

### 2.2.3 Datenverarbeitung mit EDV mit Artencodierung

Die Ablochung der Daten auf Fixpositionen wie in einer vorgedruckten Tabelle, beschränkte die Flexibilität. Häufige Anpassungen der Fixpositionen auf neue Arten erhöhten die Fehlerwahrscheinlichkeit und limitierten die Länge der Datenstrings, weil nur Daten mit gleicher Codierung in einem Programmablauf verarbeitet werden konnten. Aus diesem Grunde gingen wir zu einer 7-stelligen Codierung ohne Fixposition über. Jedes Taxon erhielt eine 4-stellige Nummer, Individuenzahl und Exponent blieben gleich wie oben (3 Stellen). Die 4-stellige Nummer wurde nur einmal und nur für eine Art bzw. die Gattung erteilt. In einer originalen Liste mussten alle Neuzugänge notiert und die neu ausgegebenen Nummern vermerkt werden. Anders als bei Autonummern gibt es kein Recycling der Nummern. Die erste Ausgabe der Nummern konnte mit systematischer Gruppierung erfolgen, d.h. Chroococcale Cyanobakterien erhielten Nummern im ersten Nummernfeld 0100 bis 0299, die hormogonalen Cyanobakterien die Nummern im Feld 0300-0599 etc. Die Fenster waren so gross bemessen, dass die Arten jeweils einer Ordnung darin berücksichtigt werden konnten. Diese Eingaben haben sich bis heute gehalten und die damaligen Nummernfenster sind gross genug, um auch noch Neuzugänge aufzunehmen. Die originale Nummernliste wird handschriftlich in einem Exemplar geführt. Analog zu Grundbucheinträgen soll damit verhindert werden, dass plötzlich mehrere Listen bestehen, von denen man nicht mehr weiss, welche gilt. Dies ist insbesondere nötig, weil auch weitere Kollegen (z.B. von Bern, Bellinzona, Langenargen) mit den gleichen Listen arbeiten. Neueinträge mussten daher via EAWAG bestätigt werden.

Vergleiche 12.5 Codierungsliste im Anhang

### 2.2.4 Auszüge und Biomasseberechnung

Das Programm „Biomass“ von H. Bühner EAWAG (mit mehreren Versionen) erlaubt die tabellarische Darstellung von Individuenzahlen, Volumina-Berechnungen oder Berechnungen von Austauschoberflächen (Kontaktflächen der Zellen/Kolonien zum Aussenmedium). Die Daten müssen in Files geordnet nach See, Datum, Tiefe, Zeit etc. eingegeben werden.

Das System ermöglicht ohne grosse Probleme den Zusammenzug ganzer Algenordnungen anhand der Auswahlmaske (z.B. alle Individuen von 0600-0699 gehören zu den Chrysomonaden, alle Arten mit Nummer 1000 bis 1999 sind zentrische Diatomeen etc.).

Auf den Nummernlisten sind zu jeder Art auch weitere Eigenschaften vermerkt (Oberfläche der Zellen, Volumen der Zelle, Eigenschaften wie Systematische Zugehörigkeit, Organisationsstufe, Beweglichkeit, Zellform, Kolonieform, K-r-Strategie (siehe p.12), Silikatbedarf, organotroph, algivor, carnivor, Toxizität etc). Jede dieser Eigenschaften kann alleine oder in logischen Verknüpfungen (UND / ODER / NICHT) mit anderen Eigenschaften verknüpft werden.

Beispiel: ( runde ODER ovale Zellen, die NICHT beweglich sind ) UND gut fressbar sind

Achtung: Klammern richtig setzen! Aus diesem File in dem den Nummern all diese Eigenschaften und Volumina zugeordnet werden, sucht sich der Computer die entsprechenden Kombinationen wie bei einer Literatursuche mit Keywords aus. Für die Schweizerseen, die an der EAWAG berechnet wurden, galten spezifische Volumensätze. Pro Art wurden je ein Wert für die Austauschoberfläche wie für die Fressbarkeit berechnet, wobei hier viele geschätzt werden mussten, da nur wenige Grazingexperimente mit natürlichem Plankton publiziert wurden (z.B. von Infante 1973).

Eine Biomasse-Berechnung umfasst immer drei Files:

- Das Datenfile auf dem die Nummern mit der Individuendichte (und den Zuordnungsdaten Datum, Stelle, Tiefe etc.) vermerkt sind,
- die Nummernliste mit den Volumina und codierten Eigenschaften
- und die Wunschliste, mit den Suchstrings und den gewünschten Tabellenrastern.

Die Resultat-Tabelle zeigt die Einzelwerte für jede Tiefe und den Quadratmeterwert (Tiefe bis zu der gerechnet wird, muss eingegeben werden). Die Diagrammwerte zeigen dann diese Quadratmeterwerte. Gibt es nur eine Tiefenstufe pro Datum, wird die Tabelle umgestellt: Anstelle der Tiefe erscheint auf der Ordinate das Datum.

Mittels primitiver Buchstabengraphik wird der zeitliche Verlauf von bis zu 10 Arten dargestellt, wobei die Zeitachse auf 1 Woche genau interpoliert wird. Jedes Diagramm kann wahlweise auch prozentual verlangt werden. Diese Diagramme geben einen raschen Überblick für die Fehlersuche. Wenn beispielsweise ein Exponent falsch ist, erkennt man dies an sprunghaften Veränderungen in der Graphik.

Bei jeder Programmausführung wird standardmässig die Diversität nach Shannon Weaver (1949) und die Evenness berechnet (siehe 2.3)

Auf Kontrollfiles werden allfällig fehlende Volumina etc. vermerkt. Fehler in der Eingabe des Datums oder ungeordnete Eingaben führen zum Abbruch nach der ersten Tabelle und entsprechendem Eintrag in Fehlerlisten.

### 2.3 Berechnung der Biodiversität

Heute sind Biodiversitätsberechnungen sehr gefragt. Der von Shannon und Weaver aufgestellte Index  $H_n$  muss sehr restriktiv gehandhabt werden. Die Analysen sollten nur ähnliche Organismengruppen (z.B. Vögel, Insektenordnungen etc.) mit stets gleicher Analytik umfassen.

Da im Plankton sehr oft grosse Unterschiede bei den Zellvolumina auftreten (von ca.  $1 \mu\text{m}^3$  bis  $60000 \mu\text{m}^3$ ) und die kleinen Formen üblicherweise sehr viel zahlreicher sind als die grossen Formen, wurde ein analog aufgebauter Diversitätsindex für die Biomassenanteile konstruiert: Dieser angepasste Index sagt mehr aus über die Ausgewogenheit der Besiedelung als der Index mit den Individuenzahlen. Die Werte schwanken meist zwischen 3 und 5. Höhere Werte signalisieren eine grössere Biodiversität.

**Der Diversitätsindex  $H_n$**  wurde nach Shannon und Weaver 1949 nach folgender Formel berechnet:

$$H_n = - \sum_{i=1}^n \frac{Ind_i}{Ind_{total}} \cdot \log_2 \frac{Ind_i}{Ind_{total}}$$

$Ind_i$  = Individuenzahl der i-ten Art  
 $Ind_{total}$  = Totale Individuenzahl aller Arten

$$H_b = - \sum_{i=1}^n \frac{Biom_i}{Biom_{total}} \cdot \log_2 \frac{Biom_i}{Biom_{total}}$$

$H_b$  = Diversitätsindex der Biomassenanteile  
 $Biom_i$  = Biomasse der i-ten Art  
 $Biom_{total}$  = Totale Biomasse aller Arten

Aus der Formel wird ersichtlich, dass sowohl eine grössere Zahl von Arten, als auch eine bessere Ausgewogenheit die Diversität erhöht. Beide Parameter können aber auch einzeln erhoben werden: Artenvielfalt und Ausgewogenheit (Evenness).

## 2.4 Berechnung der Evenness

Analog zu den Diversitäts-Indices wurde auch die Evenness für Individuen und Biomassen berechnet. Die Evenness basiert auf den Diversitätswerten. Der Index schwankt zwischen 0 (Monokultur) und 1 (absolute Ausgewogenheit der Artenverteilung).

$$E_n = \frac{H_n - H_{\min}}{H_{n\max} - H_{\min}}$$

- $E_n$  = Evenness basierend auf Individuendichte  
 $H_n$  = Diversitätsindex der Individuendichte  
 $H_{\min}$  = minimale Diversität (1 Art umfasst alle Individuen ausser je 1 Individuum pro übriger Art)  
 $H_{n\max}$  = maximale Diversität bei gegebener Artenzahl  
 (Individuenzahl jeder Art = Gesamtzahl aller Individuen dividiert durch die Artenzahl)

$$E_b = \frac{H_b - H_{\min}}{H_{b\max} - H_{\min}}$$

- $E_b$  = Evenness basierend auf Biomassenanteilen  
 $H_{b\max}$  = maximale Diversität bei gegebener Artenzahl  
 (Biomasse jeder Art = Biomasse aller Individuen dividiert durch die Artenzahl)

## 2.5 Probestellen und vorhandene Datenserien

### 2.5.1 Gliederung des Vierwaldstättersees

Der präalpine Vierwaldstättersee besteht aus mehreren Becken mit einer Gesamtfläche von 113.6 km<sup>2</sup> und einer mittleren Tiefe von 104 m. Die theoretische Aufenthaltszeit des Wassers beträgt 3,4 Jahre. Wobei der oberflächliche Fluss vom Urnersee bis zum Luzernersee durch einen gegenläufigen Tiefenwasserfluss intern verstärkt wird. Durch horizontale Dichteunterschiede getrieben, sinkt spezifisch schwereres Wasser über Schwellen aus den weniger tiefen Seebecken – Alpnachersee (35 m tief) und Vitznauerbecken (150 m) – zum Gersauerbecken (214 m) und Urnersee (199 m) ab (Wüest 1987 und 2007). Das Alter des Tiefenwassers ist im Gersauerbecken am grössten, weil hier die tief reichenden Dichteströme fehlen. Speziell für solche Stellen gilt die Bezeichnung oligomiktisch, weil die Durchmischung nur selten bis in diese Tiefe führt.

### 2.5.2 Referenz-Stelle Kreuztrichter

Die zentrale Probenahmestelle der EAWAG war lange Zeit die tiefste Stelle im Kreuz, das durch Küssnachersee, Luzernersee, Vitznauerbecken und dem Becken gegen Stansstaad gebildet wurde und „Kreuztrichter“ genannt wurde. In der Natur hätte man allerdings Mühe, einen Trichter zu erkennen, denn die zentrale Eintiefung gegenüber den 4 Armen des Kreuzes entspricht eher einer flachen Mulde. Auch die fjordähnlichen tiefen Seebecken (Urnersee, Gersauerbecken) weisen neben einer steilen Uferpartie einen weitgehend ebenen Seeboden auf. Dies hat auch praktische Vorteile, da man während der Probenahme mit dem Boot auch merklich abtreiben kann, ohne plötzlich in untiefe Gebiete zu gelangen.

Der Zeitraum der Phytoplankton-Probenahmen an der Stelle Kreuztrichter erstreckte sich vom 1. Oktober 1960 bis zum 20. Oktober 1997.

Während dieser Periode wurde die Probenahmetechnik dreimal geändert: Zu Beginn wurden die Plankton-Proben zusammen mit den chemischen Analyseproben geschöpft mit 5 m Tiefenintervallen bis 20 m Tiefe. 1963 wurden während der Hauptvegetationsperiode zusätzliche Tiefenproben (Intervall auf 2.5 m verkürzt) geschöpft. Aus Gründen der Arbeitskapazität wurden ab 1968 nur noch 3 Phytoplankton-Stufen 0-10 m, 10-20 m und 20-30 m als Mischproben gezählt, wobei die Proben wie oben beschrieben mit aliquoten Teilen aus den Einzelproben gemixt wurden. Diese Art der Probenahme blieb bis September 1975 erhalten. Danach wurde bis zum heutigen Tag mit dem Schroedersampler nur noch die Stufe 0-20 m beprobt. Die Zahl der Proben konnte auf diese Weise stark reduziert werden und gab Labor-Kapazität frei für verdichtete zeitliche Serien. Je nach Bedarf und zusätzlichen Forschungsprojekten (z.B. 1976-1979) wurde während der Jahreszeit mit grosser Planktondynamik auf 14-tägliche oder sogar wöchentliche Probenahme umgestellt.

### 2.5.3 Referenz-Stelle Obermatt

Ab Februar 1998 wurde das Vitznauerbecken mit der Probenstelle "Obermatt" zur Referenzstelle des biologischen Monitorings der EAWAG. Bereits 1972-1974 waren an dieser Stelle zusätzliche Proben erhoben worden, so dass eine Serie zur Eichung der beiden Stellen zur Verfügung steht. Während die physikalischen Messungen und die chemischen Analysen auf ein Minimum mit 2 Probenentnahmen pro Jahr reduziert wurden (Zirkulationswert im Frühjahr und Spätsommerwert am Ende der Stagnationsphase), verlangten biologische Forschungsprogramme weiterhin – eine der Dynamik des Planktons angepasste – Probenahmedichte von halbmonatlichen bis monatlichen Proben. Während den Wintermonaten reichten monatliche Intervalle aus, aber vom Frühjahr bis Spätsommer sind schnelle Wechsel (z.B. während der heftigen Grazingphase des Zooplanktons) vorprogrammiert. Diese Dynamik wird mit monatlichen Intervallen nur ansatzweise wiedergegeben. Für quantitative Zusammenhänge in der Nahrungskette (beispielsweise die Abhängigkeit des Wachstums der Felchen vom Zooplankton) sind dichtere Probenserien nötig, wie sie im Monitoringprogramm von Bloesch und Müller (2001) konzipiert wurden.

### 2.5.4 Analysen der tiefen Seebecken (Gersauerbecken und Urnersee)

Im Gersauerbecken und Urnersee wurden 1964 parallel zum Kreuztrichter chemisch-physikalische Analysen vorgenommen und auch das Phytoplankton beprobt. Wie beim Kreuztrichter wurden bis Mitte 1967 Einzeltiefen gezählt. Zusätzlich zum Kreuztrichter reichten hier die erfassten Planktondaten bis zum Grund. Diese Tiefenprofile mit bis zu 15 Tiefenstufen pro Datum sind die einzigen routinemässig erfassten vertikal differenzierten Datenserien des Planktons im Vierwaldstättersee. Sie geben zusätzliche Informationen über das Sedimentations- und Abbauverhalten der verschiedenen Planktonorganismen. Diese detaillierten Plankton-Analysen wurden in Kapitel 8 und 12.3 für den Vergleich der Seebecken intensiv genutzt.

Ab Mitte 1967 wurden bis Mitte 1974 nur noch monatliche Stufenproben 0-10 m, 10-20 m und 20-30 m erhoben.

### 2.5.5 Analysen der Horwerbucht

Viele wissenschaftliche Arbeiten wurden bevorzugt in der ruhigeren Horwerbucht oder in Sichtweite des Laboratoriums Kastanienbaum durchgeführt. Lokal wurden dazu auch Seeproben analysiert, allerdings ohne routinemässige Standardisierung und Wiederholung. Diese Daten ergeben daher keinen zusammenhängenden Überblick über die dortige Planktonsituation. Einzige Ausnahme bleibt die Station Horw, wo 1989 eine kurze, zusammenhängende Serie entstand.

### 2.5.6 Analysen des Alpnachersees

Während Jahren fanden während den Sommersemesterferien in Kastanienbaum Studentenkurse statt. Unter Leitung von Prof. H. Ambühl wurden dabei regelmässig Proben vor dem Labor Kastanienbaum und als Vergleich im Alpnachersee geschöpft. Die biologische Analyse des Alpnachersees ergab ein total divergierendes Bild zum übrigen Teil des Vierwaldstättersees. Das Zooplankton wurde durch eine massive Individuendichte der räuberischen Chaoborus-Larve (Büschelmücke) dominiert. Das Phytoplankton führte wesentliche Diatomeen und Chrysophyceen, die im übrigen Gebiet eher selten waren. Leider existieren aber keine zusammenhängenden Planktonreihen. Die Daten, die sich in den Studentenberichten finden sind auch zuwenig gesichert, als dass sie hier verwendet werden könnten.

## 3. Artenvielfalt pro Probe

### 3.1 Artendiversität der Phytoplanktonproben

#### 3.1.1 Zusammenhang zwischen Nährstoffen und Artenausschluss

Beim Artenkatalog ist zu berücksichtigen, dass das biologische Optimum für die meisten Algen im mesotrophen bis eutrophen Bereich (Name eutroph = gute Nährstoffversorgung für die Algen) liegt. Das Wasser des überdüngten Greifensees beispielsweise wird als Nährmedium für Algen verwendet (standardisiert als KGFS = künstliches Greifenseewasser). In diesem Nährmedium wachsen fast alle Algen optimal. Aufgrund dieser autökologischen Wechselwirkungen, könnten wir erwarten, dass dort auch entsprechend grosse Artenvielfalt herrscht. Da die meisten Algen optimale Bedingungen bevorzugen, nimmt aber auch die Konkurrenz in diesem Bereich zu und damit wird das Konkurrenz-Ausschlussprinzip nach Gause et al. (1934) immer wirksamer. Dies führt letztlich dazu, dass in oligo- bis mesotrophen Seen mehr Arten koexistieren als in hypertrophen Seen. Auch in der Landwirtschaft zeichnet sich eine Magerwiese durch ihren Reichtum an tief wurzelnden Arten aus, während eine gut gedüngte Fettwiese wenige flach wurzelnde Sorten hat, die alles überwuchern.

Damit eine Alge eine andere Art im Plankton verdrängen kann, muss sie diese passiv durch Licht- und Nährstoffkonkurrenz oder aktiv z.B. durch Toxine am Wachstum hindern. Da das Pelagial eines Sees für jeden Ankömmling offen ist und die Nährstoffe gleichmässig verteilt allen zugänglich sind, können sich theoretisch auch alle Algen vermehren. Die langfristige Besetzung einer Position, wie das in der terrestrischen Ökologie möglich ist (z.B. ein Baum, der ein Areal besetzt und beschattet), ist im Plankton, wo alles turbulent schwebt, faktisch unmöglich. Der Verdrängungsprozess ist daher oft nicht vollständig. Auch bei einer schlimmen Wasserblüte einer Art können in den riesigen Dimensionen eines Sees (gemessen an der Grösse einer Alge) irgendwo noch vereinzelt Exemplare seltener Arten überleben. Sie werden aber kaum je genau in unserer 50 ml Probe erfasst, die auf dem Mikroskopisch landet. Wenn die Nährstoffe im mesotrophen oder schwach eutrophen Bereich schnell erschöpft sind, können sich die Arten nie so stark vermehren, dass sie die andern durch ihre blosse Anwesenheit behindern.

#### 3.1.2 Strategien des Überlebens, r-Strategen, K-Strategen

Das Konzept der Unterscheidung der Organismen anhand der r- und K-Strategie geht auf Arbeiten von R. MacArthur und E. O. Wilson (1967) zurück. Sie beschrieben zwei unterschiedliche Strategien bei der Neubesiedelung von Inseln.

**r- und K-Strategen.** Die Buchstaben r und K stammen aus der Formel für das Wachstum:

$$\frac{dN}{dt} = r \cdot N \cdot \frac{K - N}{K}$$

Die Veränderung der Zahl N (Wachstum/Tod) über die Zeit ist von der Wachstumsrate r und der Kapazität des Lebensraumes K (Anzahl Organismen, die der Lebensraum erträgt) abhängig. Je näher die Zahl N der Kapazität kommt umso mehr strebt der Quotient (K-N)/K gegen 0. Das Wachstum der Population kommt dann zum Stillstand. Je weniger Organismen (N) vorhanden sind, umso wichtiger ist r, weil der Quotient fast 1 ergibt (exponentielle Wachstumsphase).

**r-Strategen** überleben dank hoher Wachstumsrate solange genügend Ressourcen vorhanden sind.

**K-Strategen** wachsen langsam und sind konkurrenzstark bei limitierten Ressourcen.

Im Laufe des Jahres kommt es regelmässig zu einem Wechselspiel zwischen schnellwüchsigen r-Strategen und Formen mit geringen Nährstoffansprüchen (K-Strategen). Im Frühjahr nach der Winterzirkulation finden die Algen genug Nährstoffe, welche aus der Tiefe nachgeliefert wurden. Sie kommen den schnellwüchsigen r-Strategen zugute. Sobald die Nährstoffe aufgebraucht sind, dominieren eher K-Strategen.

Die Besiedelung eines Standortes folgt einer sigmoiden Kurve. Zunächst können r-Strategen, die sich schnell vermehren von den Vorräten profitieren. Die Besiedelung nimmt fast exponentiell zu. Mit der Zeit wird die Kapazität des Lebensraums (K) erreicht. Die schnellwüchsigen Arten haben aber oft auch eine katastrophale Todesrate. Unter Nährstoffmangel verschwinden die verschwenderischen Algen. Nun haben die genügsamen Arten (K-Strategen) einen Vorteil, weil sie haushälterisch mit den Ressourcen umgehen.

Auch nach einem Regenerereignis, bei dem wieder Nährstoffe eingetragen werden, kommen erneut die r-Strategen zum Zuge. In mesotrophen Bereich hat es somit sowohl r-Strategen wie K-Strategen. In ultraoligotrophen Seen (z.B. Lake Tahoe oder Crater Lake) hingegen können nur noch Hungerkünstler leben, sie ertragen kaum Konkurrenz, da sie im oligotrophen See schon genug zu kämpfen haben mit den kargen Lebensbedingungen. Die Zahl dieser Spezialisten ist nicht gross. Die Kurve der Artenvielfalt weist einen asymmetrischen Peak auf, siehe die untenstehende Graphik vom Greifensee.

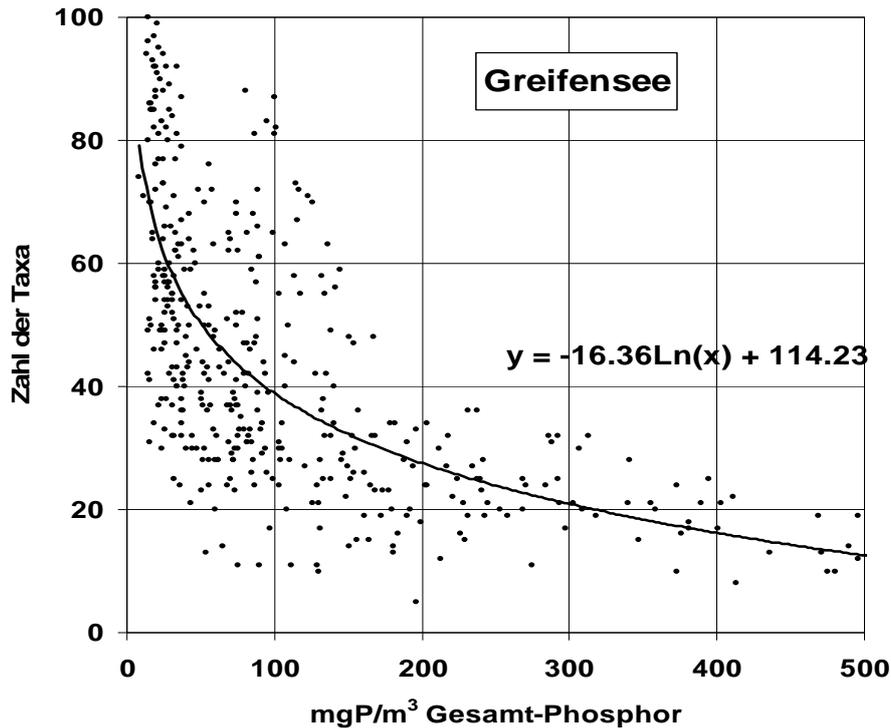


Abb. 1 Artenzahl pro Phytoplanktonprobe versus Gesamt-P-Gehalt im Epilimnion des Greifensees.

Anmerkung: Die tiefsten P-Gehalte im Greifensee liegen heute immer noch im mesotrophen Bereich, weshalb die Trendkurve immer noch ansteigt. Diese müsste dann bei strenger P-Limitierung gegen 0 absinken.

Die analoge Graphik vom Vierwaldstättersee ist wenig aussagekräftig, weil der P-Gehalt im Epilimnion kaum über 30 µg Gesamt-P/l anstieg. Die grösste Artenvielfalt wird bei ca. 10-30 µg P/l erreicht. Erst der Einbezug der extrem hohen P-Gehalte (im Greifensee) zeigt den Zusammenhang mit der Nährstoffversorgung auf. Im hocheutrophen Greifensee fehlen umgekehrt die sehr tiefen Gesamt-P-Werte. Der theoretische Wert bei 0 µg Gesamt-P/l ist logischerweise 0, weil dann kein Wachstum möglich ist. Die Kurve würde somit bei geringster P-Belastung nicht weiter ansteigen, sondern jäh gegen 0 abfallen.

Die Liste echter Planktonorganismen, ohne die eingeschwemmten Ufer- und Bodenformen (sog. Tychoplankton), ist bei Bachmann (1911) und Burckardt (1900) noch relativ kurz. In den Proben unserer Berichtsperiode variierte die Artenzahl zwischen rund 20 bis 30 (während der Phase mit den höchsten Nährstoffdüngung) und 40 bis 60 im letzten Jahrzehnt des 20. Jahrhunderts, nachdem die Gewässerschutzmassnahmen Wirkung zeigten. Wenn sich der Vierwaldstättersee wieder in den ultraoligotrophen Zustand wie vor der Einführung der Schwemmkanalisation zurückentwickeln sollte, dürfte auch die Artenvielfalt erneut ausgedünnt werden.

Im Gegensatz zu den quantitativen Erfassungen der Planktonorganismen vor rund 100 Jahren berücksichtigen die hier angegebenen Artenzahlen die Mittelwerte aus den Einzelproben. Die höchsten Werte traten jeweils im Spätsommer bis Herbst auf. In Phasen, in denen Stress für die Phytoplankter herrschte (Winter und Klarwasserstadium im Mai-Juni), lag die Artenzahl im Mittel um 10 bis 20 Arten tiefer.

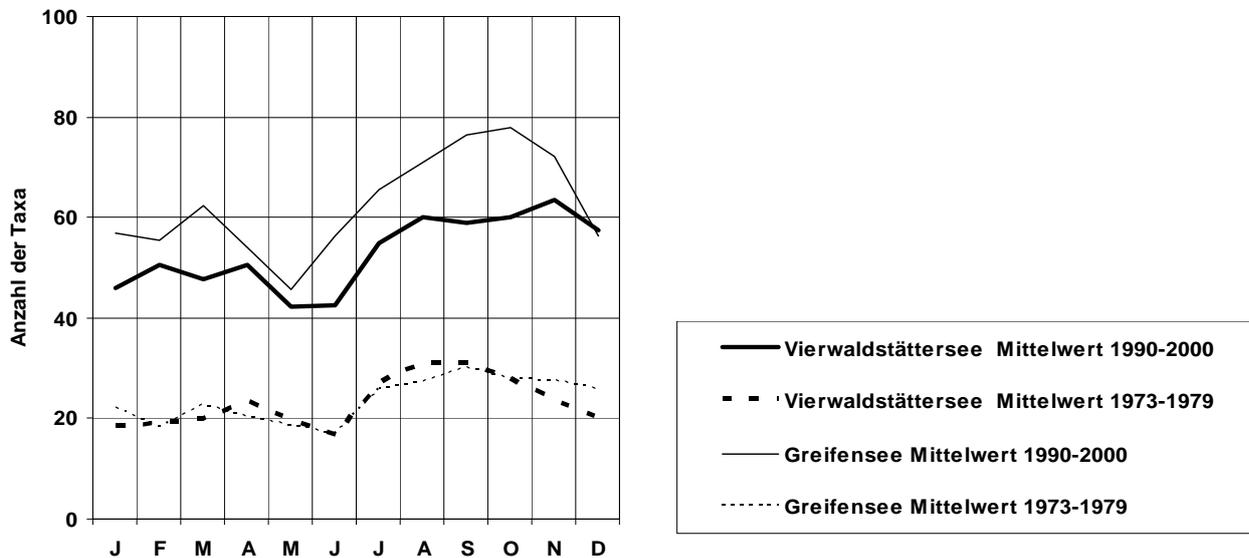


Abb. 2 Vergleich der Artenzahlen in den Lugol-Proben vom Greifensee und Vierwaldstättersee in der Zeit mit den höchsten P-Gehalten (1973-1979) und der tieferen P-Belastung dank moderner Gewässerschutztechnik (1990-2000).

Da sich im Laufe des Jahres die Arten ablösen, liegt die Gesamtzahl der Arten, die während eines Kalenderjahrs auftreten, deutlich höher. Sie stellt aber nicht die Summe der Artenzahl der Einzelproben dar, weil die meisten Arten das Pelagial mehrere Monate lang besiedeln, bevor sie z.B. im Litoral oder am Grunde der Gewässer als Zyste überdauern. Die Summe der wiederkehrenden Algen dürfte bei rund 200 Arten pro Jahr liegen (vergleiche Liste der mehrfach beobachteten Algen im Vierwaldstättersee im Anhang).

Eigentlich würde man erwarten, dass die Artenzahl des Greifensees am Ende des Jahrtausends mit der Situation im Vierwaldstättersee in den 70er Jahren vergleichbar wäre, denn die tiefsten Nährstoffgehalte des Greifensees, welche in den letzten Jahren gemessen wurden, wären noch am ehesten mit den höchsten im Vierwaldstättersee (1973) vergleichbar. Allerdings weist der Greifensee heute im Epilimnion immer noch P-Gehalte auf, die um einen Faktor 3 höher sind als die höchsten je gemessenen Gehalte im Vierwaldstättersee. Beim Übergang des Greifensees vom hypertrophen Zustand in den eutrophen, nahm die zwischenartliche Konkurrenz, welche zum Arten-Ausschluss führen kann, ab. Es konnten somit mehr Arten koexistieren. Da die formenreiche Gruppe der Grünalgen eutrophe Situationen bevorzugt, finden sich dort auch heute noch viele Arten, für die im Vierwaldstättersee die Nährstoffe schon immer gefehlt haben. Die Artenzahl ist daher nicht linear mit dem P-Gehalt verknüpft, sondern zeigt zwei Bereiche mit vielen Arten: im oligo- bis mesotrophen Bereich und im hocheutrophen aber nicht hypertrophen Bereich.

Der flache dimiktische Greifensee weist ohnehin grössere Schwankungsbreiten der physikalisch-chemischen Parameter auf, was entsprechend der IDH-Regel eine Erhöhung der ökologischen Nischen mit sich bringt (Connell, 1978, siehe nachfolgende Box)

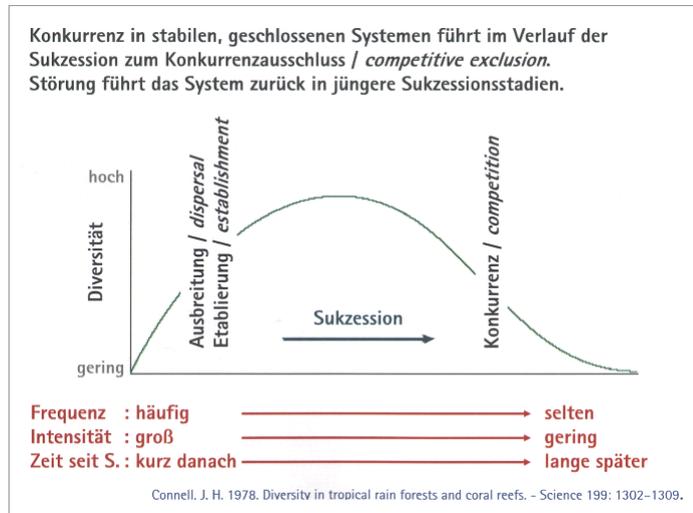
Die Artenzahl hinkt der Entwicklung der Nährstoffe hinterher. Zunächst reagieren immer die aktuell vorhandenen Arten auf jede Veränderung der Umwelt. Werden die Produktionsbedingungen besser, kommen sie den momentan vorhandenen Arten zugute. Diese vermehren sich entsprechend der neuen Kapazität des Lebensraumes. Bleibt diese nachhaltig hoch, findet langsam eine Umschichtung des Artenkataloges statt.

### Hypothese der „Störung mittlerer Intensität“ Intermediate Disturbance Hypothesis (IDH)

Durch die Pufferung der grossen Wassermassen haben wir in Seen keine grossen Störungen zu erwarten. Somit müssen wir nicht mit katastrophaler Mortalität durch Störungen rechnen.

Die mittlere Dynamik begünstigt entsprechend der Intermediate Disturbance Hypothesis IDH die Artenvielfalt.

Quellen: Connell, J. H. 1978, 1979 und Haeger, P. (Abbildung)



Eingeschwemmte oder schon vorhandene Arten (eher r-Strategen), die besser zum neuen Regime passen, vermehren sich stärker und werden dominant. Diese Verschiebungen innerhalb des Artengefüges gehen relativ schnell, weil mit besserer Nährstoffversorgung auch gleich die Potenz für Massenentfaltungen mitgeliefert wird. Die Arten, welche in diesem Kampf ums Überleben mithalten können, werden langsam ausgedünnt und verschwinden irgendwann. Für mehrere Jahre kann es aber zu einer Zunahme der Artenvielfalt kommen, weil die unterlegenen Arten neben den neuen, besser angepassten Formen noch lange koexistieren, bis sie ganz verschwunden sind. Das gleiche spielt sich auch bei einer Verminderung der Nährstoffzufuhr ab. Allerdings mit einem Unterschied: Besser angepasste Formen sind nun typische K-Strategen; sie zeichnen sich durch geringere Wachstumsleistung aus. Sie sind nicht in der Lage, die vorhandenen Arten durch direkte Interaktion zu verdrängen. Die Koexistenz mit den r-Strategen erstreckt sich über eine längere Periode.

In Abb. 3 kommt zum Ausdruck, dass die moderate Zunahme des P-Gehaltes in den 60er Jahren zunächst zu einer Vermehrung der Arten führt (Phase mit Koexistenz) um dann Mitte der 70er Jahren auf leicht tieferen Werten einzupendeln. Nach der Kulmination des P-Gehaltes im Jahre 1978 ging dieser innerhalb von wenigen Jahren auf rund die Hälfte zurück. Dieser Wechsel vom mesotrophen zum oligotrophen Zustand war zunächst nicht mit einer grossen Veränderung des Artenkatalogs verknüpft.

Mit einer Verzögerung von rund 8 Jahren stieg die Artenzahl pro Probe an. Diese Zunahme war aber nicht generell auf neue Arten zurückzuführen, vielmehr konnten die saisonal erscheinenden Arten während einer längeren Zeit (suboptimal) weiter existieren, weil die Konkurrenz immer schwächer wurde.

Die gleichen Arten erschienen daher in geringerer Individuendichte in mehreren Proben, was insgesamt die Zahl pro Probe erhöhte (Bürgi & Bossard, 2002). Der methodische Wechsel von Fix-Positionen zur dynamischen Bewirtschaftung der Algenarten dürfte für den einmaligen jähen Sprung im Jahre 1984 verantwortlich sein.

Erst nach Stabilisierung der oligotrophen Bedingungen ging die Zahl der Arten (verzögert) auf ein Niveau wie vor der Eutrophierung zurück und schwankt nun zwischen 20-40 Arten.

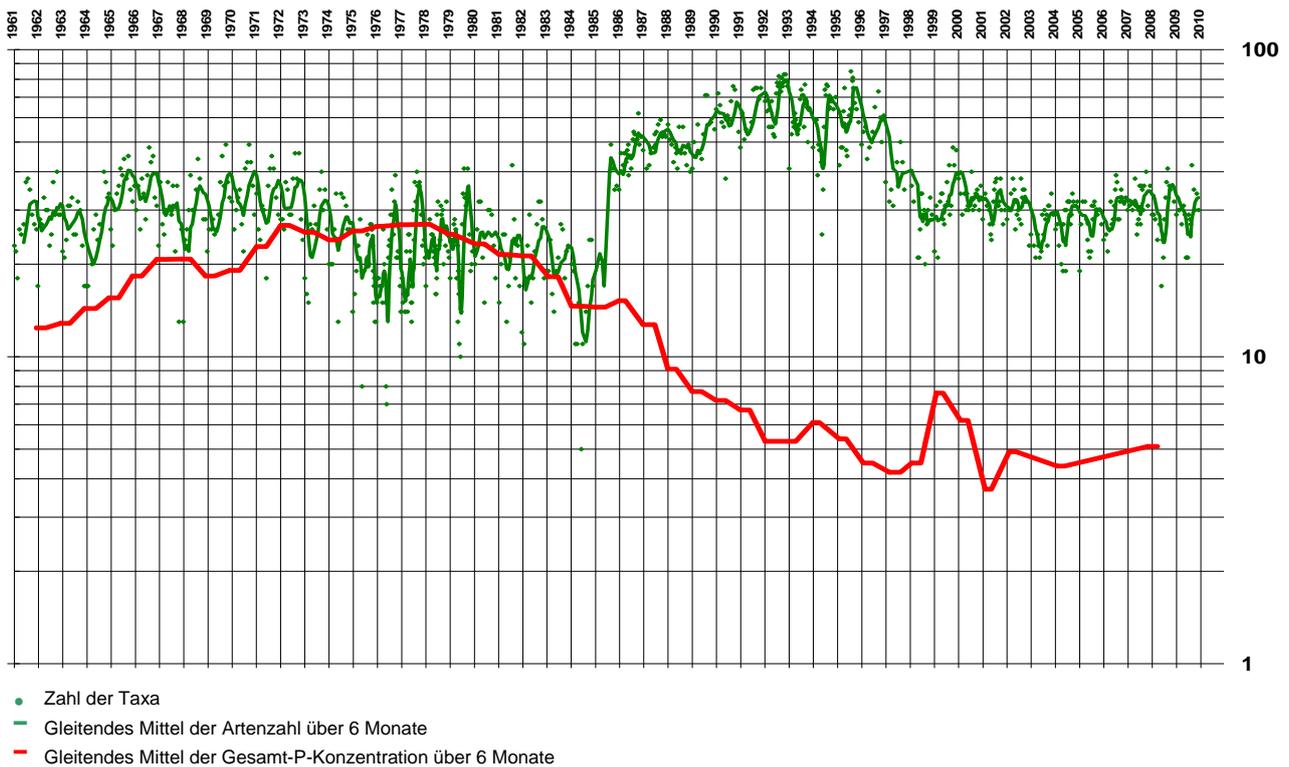


Abb. 3 Entwicklung der Artenzahl pro Lugolprobe und der P-Konzentration in  $\text{mg}/\text{m}^3$  im Vierwaldstättersee. Gleitende Mittel über 6 Monate.

Ab 1998 verschwanden die eutraphenten Arten (nährstoffbedürftige Algen), nur die Spezialisten überlebten, bei denen die Bilanz von (geringer) Primärproduktion und Verlusten (Frass und Sedimentation) aufgeht. Zu den Spezialisten etwa zählt die *Rhizosolenia*, die schon zu Beginn der Untersuchungen vorhanden war, und nach der Oligotrophierung wieder zurückgekehrt ist. Als zarte Kieselalge mit langgestreckten Zellen ist sie ungeeignet als Futteralge und schwebt besser als gedrungene Kieselalgen. Mit ihrer grossen Austauschoberfläche kann sie die Nährstoffe besser nutzen.

### 3.2 Artendiversität der Zooplanktonproben

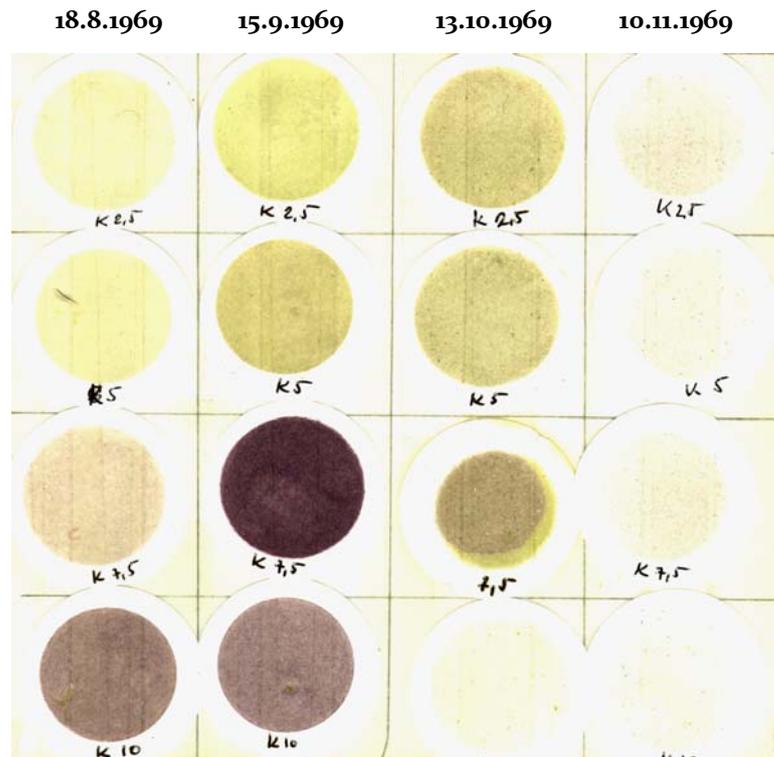
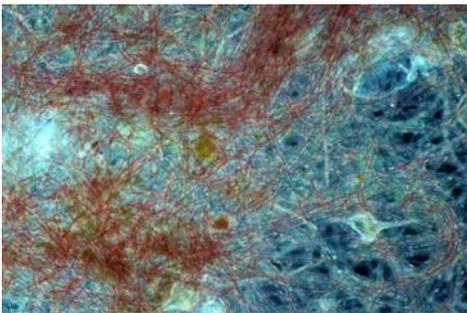
Im Unterschied zu den Planktonalgen ist im Artenkatalog der Zooplankter eine geringe Dynamik zu verzeichnen. Bei den Crustaceen waren die Copepoden schon vor Beginn unseres Monitorings mit den gleichen Arten vertreten wie heute. Bei den Cladoceren ergaben sich Verschiebungen innerhalb der Gattungen: die *Daphnia cucullata* wurde phasenweise durch die *D. galeata* abgelöst. Diese Entwicklung hat mit der Trendwende der Nährstoffversorgung wieder gekehrt. Weil die *D. galeata* nicht diurnal in die Tiefe wandert, braucht sie im warmen Oberflächenwasser mehr Nahrung, um die Verluste durch Stoffwechsel und Räuber auszugleichen. Ihre Strategie der schnellen Vermehrung, die zur Zeit der hohen Algenproduktion noch aufgegangen ist, versagte unter Nährstoffmangel immer mehr. Die Raubcladoceren sind mit den gleichen Arten während der gesamten Untersuchungsperiode präsent, reagierten aber auch mit deutlichen Veränderungen der Biomasse (siehe Kapitel Interaktionen). Erstaunlich ist auch die relative Konstanz der Mikrozooplankter. Da diese schon früher als Lückenbüsser vorwiegend im Frühjahr auftraten, wenn viele kleine Algen vorhanden waren und ihnen wenig Räuber zusetzten, sind sie unter ähnlichen Bedingungen auch heute noch vorhanden.

## 4. Entwicklung der Biomasse des Phytoplanktons

### 4.1 Systematische Gruppen

Die Reaktion der Gesamtbiomasse des Phytoplanktons folgte in mehreren Wellen dem Gang der P-Versorgung. Die Zusammensetzung zu Beginn der Datenserie war noch geprägt von der Eutrophierung auf tiefem Niveau. Unter solchen Bedingungen kann sich das rot gefärbte Cyanobakterium *Planktothrix rubescens* („Burgunderblutalge“) etablieren, weil noch Schwachlicht bis ins Metalimnion reicht. Im Gegensatz zu den grünen Algen kann dieses Bakterium mit roten Pigmenten (Phycoerythrin) das Grünlicht nutzen, das tiefer eindringt. Die Bilder der Planktonfilter zeigten in dieser Periode deutliche Einschichtungen der „Burgunderblutalge“ im Metalimnion.

Abb. 4 Membranfilter mit dem Rückstand aus jeweils 1 l Seewasser von der Stelle Kreuztrichter im Herbst 1969. Die dunkle Färbung in 10 bis 7.5 m Tiefe stammt von *Planktothrix rubescens* der („Burgunderblutalge“ siehe Mikroaufnahme unten), die eingeschichtet im oberen Metalimnion lebt, bis sie von der Herbstzirkulation in die Oberflächenzone verfrachtet wird und dort in der Folge zugrunde geht. Die Tiefen 2.5 m und 5 m weisen schwach bräunliche Farbtöne auf, die von Kieselalgen stammen dürften.



Bis 1972 ist eine Dominanz von Cyanobakterien und Diatomeen sichtbar (Abb. 5). Mit zunehmender Trophie (in den Siebzigerjahren) wachsen mehr Algen in der Oberflächenzone. Sie konkurrenzieren damit die *Planktothrix* in den tieferen Schichten. Obwohl diese nur Schwachlicht benötigt, wird durch die Beschattung der oben schwebenden Planktonorganismen die Energie für die Photosynthese knapp. Die *Planktothrix* verschwindet fast vollständig aus dem Plankton.

### 4.2 Einfluss der Nährstoffe

Die hohen Biomassegehalte zu Beginn unserer Planktonserie waren das Resultat der guten Nährstoffversorgung aus dem Einzugsgebiet. Während der Bauzeit der Abwasserreinigungs-Systeme kulminierten die Spitzen der Planktonproduktion, weil nun die kurzgeschlossenen Abwasserleitungen das Abwasser ohne Umweg über die Hausklärgruben direkt in die Oberflächengewässer führten. Erst Ende der Siebzigerjahre entfalteten die Gewässerschutzmassnahmen im Einzugsgebiet des Sees ihre Wirkung und führten zu einer schnellen Abnahme der P-Gehalte. Damit wurde die Algenbiomasse auf Werte um 20 bis 30 g/m<sup>2</sup> limitiert. Die Cyanobakterien verschwanden fast vollständig aus dem Plankton, obwohl sich nun die Bedingungen für die *Planktothrix* erneut verbesserten. Es brauchte aber einige Jahre bis sie wieder in der Sprungschicht eingeschichtete Horizonte aufbaute. Von den darüber schwebenden Algen wurde sie kaum mehr beschattet und die absinkenden Planktonpartikeln, welche auf dem Sedimentationsweg zugrunde gingen, versorgten sie mit Nährstoffen. Die *Plank-*

*tothrix* konnte damit wieder beachtliche Bestände aufbauen, die dank der Tierierung mit zellinternen Gasvesikeln eingeschichtet stabil blieb. Dies führte zur paradoxen Situation, dass insgesamt trotz geringerer Nährstoffversorgung mehr Algenbiomasse vorhanden war, weil die Nährstoffe ein zusätzliches Mal rezirkuliert wurden. Die relativ hohen Biomasse-Gehalte zeigen aber auch, dass zu dieser Zeit keine strenge Wachstums-limitierung durch Nährstoffe herrschte. Je nach Wettersituation konnten die Ressourcen mehr oder weniger gut genutzt werden. Falls zu dieser Zeit aber auch weniger Zooplanktonaktivität war (wird im Kapitel 6 untersucht), konnte die Phytoplanktonbiomasse länger akkumulieren. Mit dem Aufkommen von Arten mit besseren Schwebbeeigenschaften (z.B. *Rhizosolenia* bei den Diatomeen), nahmen die Sedimentationsverluste ab, was bei gleicher Produktion in einer höheren Biomasse im Epilimnion resultiert. Grosse schwere Kieselalgen können langfristig nicht überleben, wenn die vorhandenen Nährstoffreserven nicht ausreichen, um die Sinkverluste auszugleichen. Flagellaten (Goldalgen, Schlundalgen, Panzerflagellaten) hingegen sedimentieren kaum. Sie sind aber durch algenfressende Zooplankter gefährdet, insbesondere wenn sie in die Futtergrube der filtrierenden Cladoceren passen.

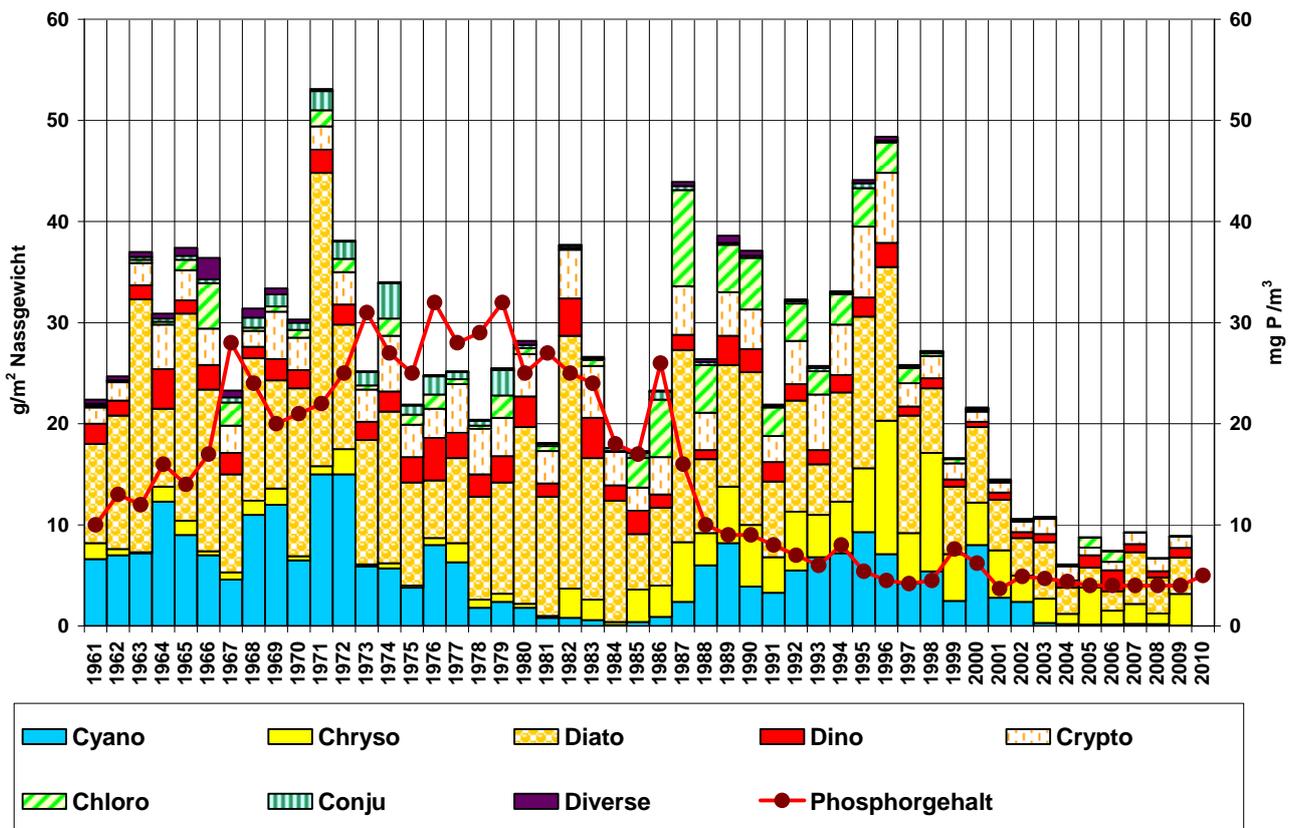


Abb. 5 Jahresmittelwerte der Biomassen aufgeschlüsselt nach den wichtigsten Algenklassen:

Cyano (Cyanobacteria – „Blualgen“), Chryso (Chrysophyceen – „Goldalgen“), Diato (Diatomeen – „Kieselalgen“), Dino (Dinophyta – „Panzerflagellaten“), Crypto (Cryptophyta – „Schlundflagellaten“), Chloro (Chlorophyceen – „Grünalgen“), Conju (Conjugatophyceen – „Jochalgen“) und diverse übrige Formen. Die P-Kurve zeigt die Startwerte im Frühjahr in mg P/m<sup>3</sup>

Der See entwickelte sich seit den Neunzigerjahren zum oligotrophen See zurück und die P-Gehalte limitierten die Produktion auf mittlere Biomassewerte unter 10 g/m<sup>2</sup>. Auch für die *Planktothrix* wurde jetzt die Wachstumsgrundlage zu dünn. Sie kann heute nur noch wenige Filamente aufbauen. Neben den Cyanobakterien verschwanden auch die nährstoffliebenden Grünalgen und ein Grossteil der Kieselalgen. Die Goldalgen, die im Allgemeinen haushälterisch mit den Nährstoffen umgehen und zu den Formen gehören, die auch in einem Gebirgssee noch überleben können, konnten ihre Anteile mehren. Alle andern Algengruppen verloren an Gewicht. Der Rückgang der Biomasse war gegenüber dem P-Gehalt verzögert, weil die trophogene Zone infolge geringerer Algendichte gewachsen ist. Dadurch wurden die Nährstoffreserven einer breiteren Schicht für das

Algenwachstum erschlossen. In unseren Proben, welche von 0-20 m aufsummiert wurde, kann es deshalb zu ähnlich hohen flächenbezogenen Biomasse-Werten kommen, obwohl die Konzentration geringer wurde. Für die herbivoren Zooplankter ist aber die Konzentration wichtiger: im täglich filtrierten Volumen muss genug Energie vorhanden sein, um die Lebenshaltungskosten und die Produktion der Nachkommen zu decken. Die Filtrierleistung kann zwar in engen Grenzen reguliert werden, aber eine schnellere Filtertätigkeit braucht auch zusätzliche Energie.

### 4.3 Einfluss der Klimaveränderung auf das Plankton

In den letzten 8 Jahren gab es nur noch geringe Schwankungen. Die tiefsten je gemessenen Biomasse-Werte wurden 2004 registriert (ohne Berücksichtigung von 2010, das noch nicht vollständig ist). Eigentlich hätte man erwartet, dass durch die Einstrahlung im extrem sonnigen 2003 die Produktion stark ansteigen würde. Ein solcher Anstieg ist aber ausgeblieben. Vermutlich als Folge des niederschlagsarmen Jahrhundert-Sommer 2003 war die Reinigungsleistung der Abwasserreinigungsanlagen so hervorragend, dass nur wenig ungereinigtes Wasser (z.B. durch Regenüberläufe) den See erreichten. Der Phosphor-Startwert im darauffolgenden Jahr war deshalb (trotz guter Zirkulation) sehr tief. Die Basis für das Zooplankton und damit auch jene für die nachfolgenden Fische wurde damit schmaler (siehe auch Kapitel 6). Eine andere Situation könnte aber eintreten, wenn tagsüber viel Sonne und hohe Temperaturen mit einer nächtlichen Abkühlung und Gewitterregen abwechseln. Dann würden immer wieder Nährstoffe eingeschwemmt, die am Tag bei guten Produktionsbedingungen in Biomasse eingebaut würden. Unvollständige Zirkulationen als Folge milder Winter lassen sich aus dem Vergleich der Si-Konzentrationen im Epi- und Hypolimnion ableiten

### 4.4 Einfluss des Silikatkreislaufs auf die Diatomeen

Für die Entwicklung der Diatomeen muss auch das Angebot an Silikat stimmen. Im Vierwaldstättersee liegt die  $\text{SiO}_2$ -Konzentration meist zwischen 2 und 3 mg/l, was deutlich über dem Grenzwert liegt, den die Kieselalgen für den Aufbau ihrer Schalen brauchen. Die limitierende Konzentration liegt etwa bei 200  $\mu\text{g/l}$  (Lund, 1950). Der Aufbau von über 50 g/m<sup>2</sup> (bis 190 g/m<sup>2</sup>) Kieselalgenbiomasse (Nassgewicht) entzieht dem Wasser rund 1 (bis 2) mg/l Silikat (Abb. 6). Im August 1963 und im März 1984 wurden dadurch limitierende Si-Werte erreicht und die Produktion der Diatomeen kam zum Erliegen. Unvollständige Zirkulationen, wie sie in milden Wintern 1970/71 bzw. 1971/72 auftraten, führten zu einem geringeren Startwert sowohl von Phosphor wie Silikat im Frühjahr. Bei einer vollständigen Mischung müssten sich die Konzentrationen auf gleichem Niveau einpendeln. In den Jahren 1963 (Seegfrörne-Jahr mit zwei Zirkulationen), 1977 (Februar) und 1984 (Januar und Dezember) fielen die Werte in mindestens einem Monat zusammen. In den Jahren 1971 und 1990 gab es nur eine Annäherung der beiden Konzentrationskurven ohne exakte Übereinstimmung. Das Tiefenwasser hatte zu dieser Zeit stets eine etwas höhere Silikat-Konzentration als die Oberfläche. Solange die Nährstoffversorgung gut war, bildeten die Diatomeen zwei jährliche Peaks mit pennaten Formen. Ab 1984 wechselte die Dominanz im Frühjahr zu zentrischen Kieselalgen und im Jahre 1990 waren die Centrales auch während dem zweiten Entwicklungsschub im Sommer wichtiger als die Pennales.

Der Abbau der Kieselschalen beginnt schon während der Sinkperiode, sobald die Zellen sterben und Bakterien die Gallerte um die Zellen verwerten. Die mazerierten Kieselschalen zeigen dann ein erweitertes Porenmuster, das durch den Auslaugungsprozess geprägt ist. In Abb. 7 sind auch die monatlichen Plus-minus-Änderungen des Silikat-Gehaltes im Epi- und Hypolimnion dargestellt. Das kräftige Wachstum im März bis Mai (siehe 1963, 1971, 1984) liess die Silikatkonzentration innerhalb eines Monats drastisch absinken.

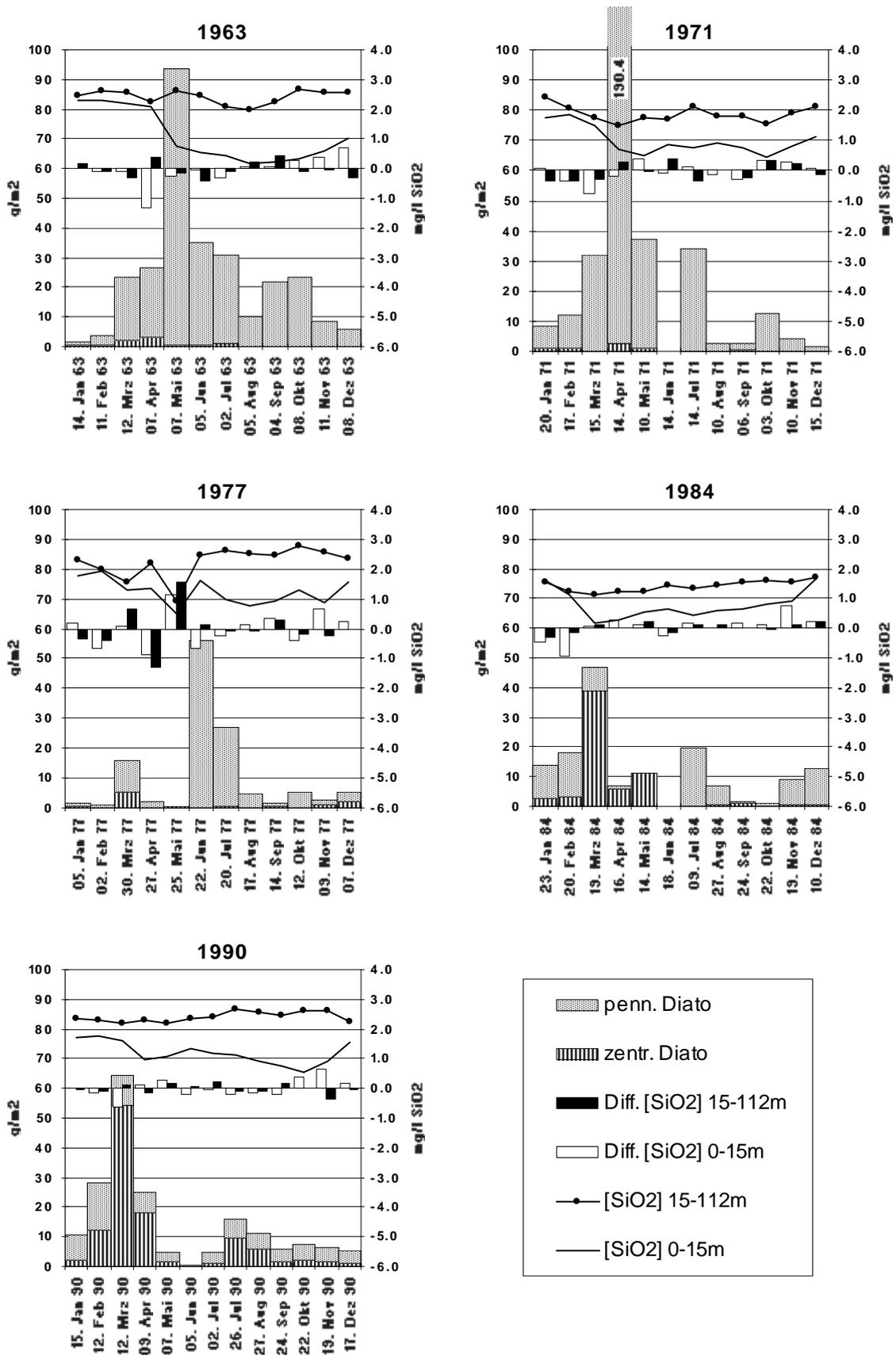


Abb. 6 Veränderung der Silikatgehalte im Epi- und Hypolimnion durch die Kieselalgen aufgeschlüsselt nach Pennales und Centrales. aus Bürgi (1999)

Die Hypolimnionkonzentration des Silikats stieg im darauffolgenden Monat leicht an, was vermutlich auf den Abbau der Kieselalgen während deren Sedimentation zurückzuführen ist. Jedenfalls ist es unwahrscheinlich, dass zu dieser Jahreszeit so viel silikathaltiges Wasser aus dem Einzugsgebiet ins Hypolimnion eingetragen wurde.

Da die Hypolimnionzone 15-112 m (Hypsographie-Daten H. Bühner, EAWAG, für Stelle Kreuztrichter) 3.7 mal so viel Wasser enthielt wie die Epilimnionschicht, bedeutet eine Zunahme von 0.5 mg/ℓ Silikat im Tiefenwasser, dass dazu fast die gesamte Kieselalgenbiomasse rezirkuliert werden musste. Die Ausgangslage 1963 und 1990 war bezüglich des Silikats im Frühjahr vergleichbar. Dass sich 1990 aber mehrheitlich zentrische Formen und 1963 fast nur pennate Kieselalgen entwickelten, hat somit nichts mit dem Silikat-Angebot zutun. Selbst der Phosphorgehalt war in diesen beiden Jahren durchaus vergleichbar. Da aber in den 60er Jahren die P-Konzentration zunahm, stand 1963 viel mehr Phosphat zur Verfügung, denn trotz exzessivem Biomasse-Wachstum waren im darauffolgenden Jahr noch mehr P-Reserven vorhanden.

Während der Oligotrophierung hingegen gingen die Konzentrationen auch bei geringerem Umsatz weiter zurück. Aus diesem Grunde kann nicht erwartet werden, dass bei gleichem Nährstoffgehalt auch die gleichen Algen wachsen. Bei der Entwicklung muss ausserdem eine Hysterese beachtet werden, denn die Etablierung einer neuen Algenbiozönose benötigt Zeit. Jede Reaktion des Planktons geht primär von den momentan vorhandenen Arten aus. Diese wachsen entsprechend den aktuellen Bedingungen besser oder schlechter. Eine Ablösung der Arten erstreckt sich über Jahre.

## 4.5 Funktionelle Gruppen

### 4.5.1 Der Einfluss von funktionellen Eigenschaften auf das Überleben der Algen

Neben der systematischen Zugehörigkeit der Algen weisen die Planktonarten eine Vielzahl von funktionellen Eigenschaften (Grösse, Beweglichkeit, Form, Physiologie etc.) auf. Das Schicksal der einzelnen Planktonorganismen ist mit diesen Eigenschaften eng verknüpft. Die Beweglichkeit erlaubt nicht nur eine Einschichtung im See in Tiefen mit vorteilhaften Produktionsfaktoren, sie erhöht generell die Aufnahmerate der Nährstoffe, weil sie die Grenzschicht um den Körper dauernd erneuert und damit nicht von ausgezehrtem Wasser umgeben ist. Obwohl eventuell auch die Trefferwahrscheinlichkeit mit möglichen Feinden wegen der Eigenbewegung ansteigt, eröffnet die schnelle Reaktion eine Fluchtmöglichkeit, welche passive Plankter nicht haben. Die Verluste durch Sedimentation sind ausserdem fast null. Die Grösse und Form beeinflussen sowohl Wachstum wie Verlust. Bei gleichbleibender Dichte erhöht sich die Sinkgeschwindigkeit nach Stokes mit dem Quadrat des Radius. Die Austauschoberfläche mit der Umgebung nimmt gleichzeitig ab. Dass es unter diesen Bedingungen überhaupt zu relativ grossen Phytoplanktonarten kommen kann, bedingt eine Kompensation dieser Nachteile durch einen Vorteil: Grosse und speziell sparrige Formen können nämlich nicht filtriert werden durch *Daphnia* und *Bosmina*. Deren obere Verarbeitungsgrenze für Nahrungspartikel liegt bei rund 30 Mikron. Sparrige Zellformen, sternförmige Kolonien oder Gallerhaufen von Zellen aber auch Fäden und Nadeln entziehen sich dadurch dieser Interaktion. Es liegt in der Logik dieser Wechselwirkung, dass sich diese Vorteile nur während der Hauptvegetationsperiode der entsprechenden Zooplankter auswirken. Im Winter und Frühjahr, wenn tiefe Temperatur das Zooplankton bremsen, besteht keine grosse Gefahr, gefressen zu werden. Zu dieser Zeit findet man daher auch eher bewegliche kleine und schnellwüchsige Nanoplankter (Zwergalgen). Diese bilden dann auch die erste gute Futterbasis für die nachfolgend explosionsartig auftretende Cladoceren-Entwicklung im Mai/Juni (Siehe Kapitel 6). Solange der Frassdruck anhält, profitieren die grossen, verschmähten Algen. Im Juli/August dominieren dann sparrige Kieselalgen und grosse Panzerflagellaten, sie werden meist abgelöst von fadenförmigen Cyanobakterien.

In unseren Berechnungen haben wir die Unterscheidung von gross und klein aufgrund der Fressbarkeit durch Filtrierer vorgenommen. Historisch wurde das Nanoplankton vom Netzplankton anhand der Netzeigenschaften vorgenommen. Das Netzplankton umfasste alles, was in den damaligen Netzen aus Müllereigaze zurück blieb. Das Zwergplankton, das die Maschen passierte, wurde erst später durch Zentrifugierung oder Sedimentation angereichert und umfassend bearbeitet. Heute sind Kunststoff-Netze mit Maschenweiten von 1 Mikron erhältlich und die Unterteilung von Netzplankton und Nanoplankton aufgrund dieses Kriteriums unbrauchbar. Da neben der Biomasse auch Oberflächenwerte (Austauschoberfläche mit Umgebung ohne Kontaktflächen zu benachbarten Zellen) aufsummiert wurden (Abb. 7), erlauben diese Kriterien auch Rückschlüsse auf den Stoffkreislauf.

#### 4.5.2 Veränderung der Austausch-Flächen der Planktonalgen

Der Vergleich der Austauschflächen mit den Volumina (=Biomasse) zeigt, dass der Quotient O/V während der Oligotrophierung gesunken ist von 1.02 (Mittel 1976-1980) auf 0.75 (Mittel 2006-2010). Dies entspricht den theoretischen Überlegungen, dass mit abnehmender Nährstoffversorgung eher sparsame langsam wüchsige Zellen die typischen r-Strategen (kleine schnellwüchsige Formen) verdrängen. Das Volumen (in  $\mu\text{m}^3$ ) einer kugeligen Zelle liegt  $r/3$  über deren Oberfläche (in  $\mu\text{m}^2$  gemessen). Zellen mit Durchmesser mit  $6\ \mu\text{m}$  haben einen O/V - Quotienten von 1.

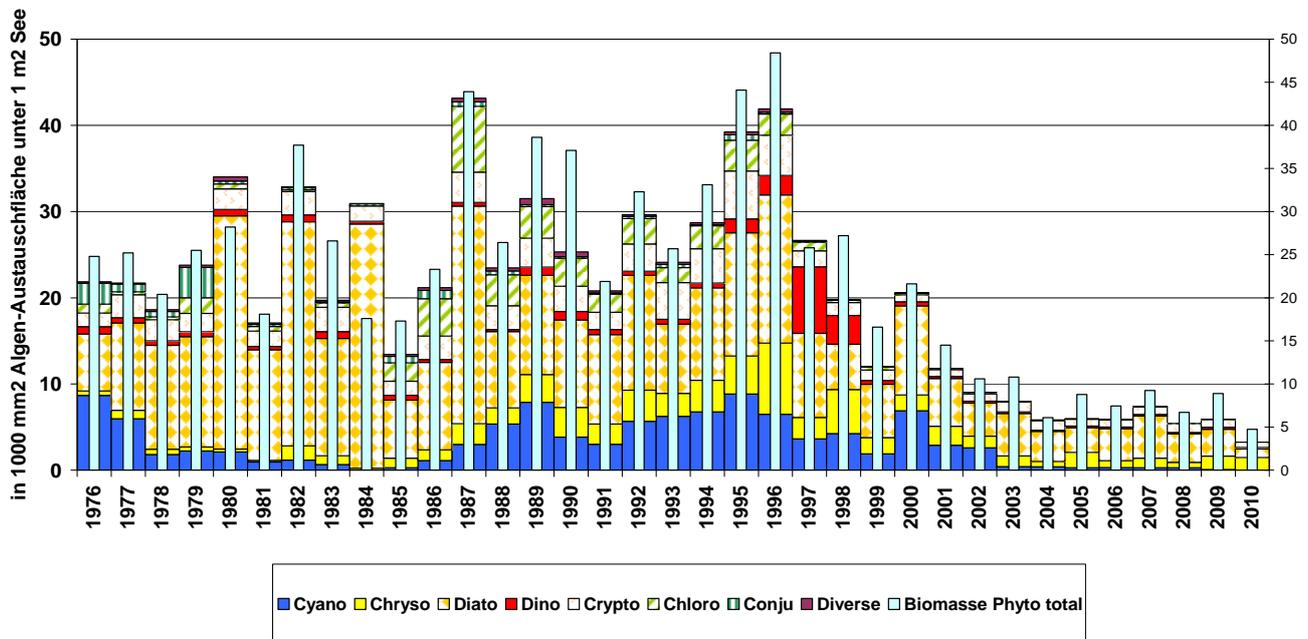


Abb. 7 Berechnung der Flächen, welche für den Stoffaustausch mit der Umgebung zur Verfügung stehen. Kontaktflächen zwischen den Zellen wurden nicht berücksichtigt. Die schmalen Säulen zeigen die Biomasse (gemäss Abb. 5) in  $\text{g}/\text{m}^2$  an

#### 4.5.3 Veränderung der mittleren Zellgrösse der Planktonalgen

Die Veränderung der Relation Oberfläche pro Volumen von 1976 bis 2006 entspricht einer moderaten Zunahme des mittleren Zelldurchmessers (als Kugel berechnet) um  $1.5\ \mu\text{m}$ . Die extremen Werte 1984 wurden durch *Cyclotella* und *Aulacoseira* (zentr. Diatomeen) verursacht, diese haben eine relativ grosse Oberfläche pro Volumen und vermehren sich entsprechend schnell. Wie oben schon dargestellt, ist durch extensives Abweiden der Algen durch Zooplankton, mit einer Veränderung der Grössenklassen zu rechnen. Tatsächlich führen höhere Bestände von Herbivoren eher zu tieferen O/V-Relationen. 1983/1984 und 1998 erlaubten geringe Zooplanktonbiomassen das Aufkommen von kleinen Algen, die Relation O/V stieg sprunghaft an. Wie bei Räuber-Beute-Beziehungen üblich, bringt die Berechnung der Korrelation zwischen Futteralgen und Zooplanktondichte nichts. Die Abhängigkeit ist zweiseitig, zunächst sind hohe Konzentrationen an fressbaren Algen nötig, damit sich das Zooplankton entwickeln kann, dies führt aber dann nach extensivem grazing zu einem Zusammenbruch der Algen. So findet sich bei hoher Zooplanktondichte sowohl grosse Biomassen (und Oberflächenwerte) von Algen als auch geringe Werte, was durch Grössenselektion und Frass der kleinen Formen zustande kommt.

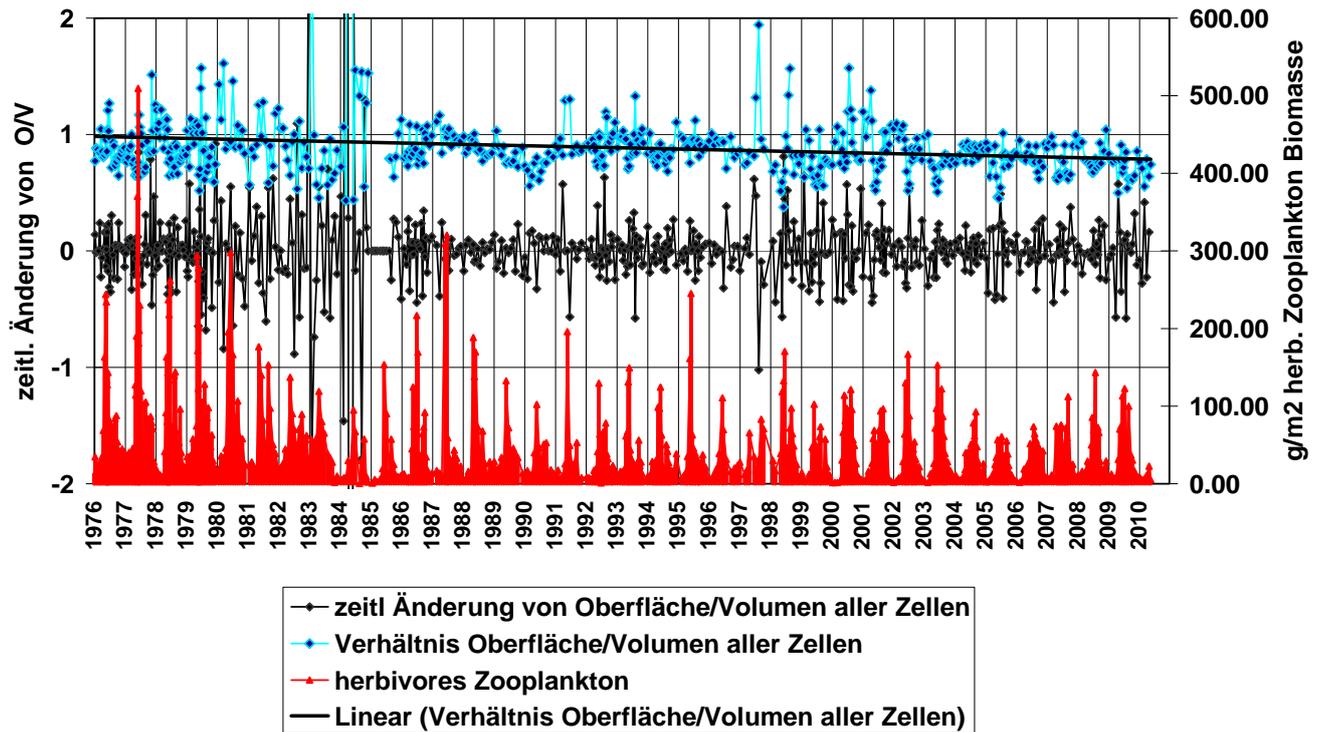


Abb. 8 Entwicklung O/V-Quotienten (blaue Linie) und Differential zwischen zwei Probenahmedaten des Phytoplanktons in Abhängigkeit des Zooplanktons und der Oligotrophierung.

Die schwarze Kurve in Abb. 8 (monatliche Veränderung der O/V-Relation) weist meist ab Mai/Juni grosse negative wie positive Auslenkung während der Periode mit viel Zooplankton auf. Auch die Gesamtbiomasse macht diese Schwankungen mit (vergl. Kapitel 6).

#### 4.5.4 Veränderung von Zellform und Zusammenschluss zu Kolonien der Planktonalgen

Da eine Veränderung der O/V-Relation nicht nur von der Grösse sondern auch von der Form der einzelnen Planktonarten abhängt, muss auch die Veränderung der Kolonie/Zellform beachtet werden.

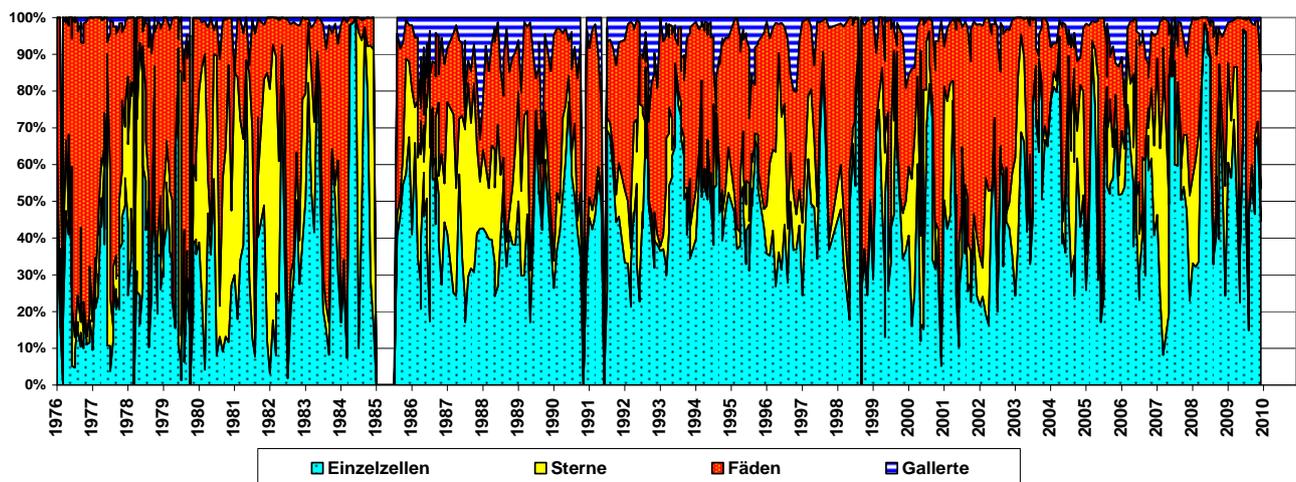


Abb. 9 Veränderung der morphologischen Zusammensetzung des Phytoplanktons im Laufe der Oligotrophierung.

In Abb. 9 sind die Oberflächen in einer prozentualen Darstellung den Kolonieförmigen bzw. Einzelzellen zugeordnet. Gegenüber der mesotrophen Phase nahmen die Einzelzellen – relativ betrachtet – deutlich zu und im Gegenzug nahmen sowohl bezüglich zeitlicher Präsenz wie auch bezüglich Dominanz Fäden und Bänder (meist Cyanobakterien und *Fragilaria*) und Sterne (Kieselalgen) sukzessive ab.

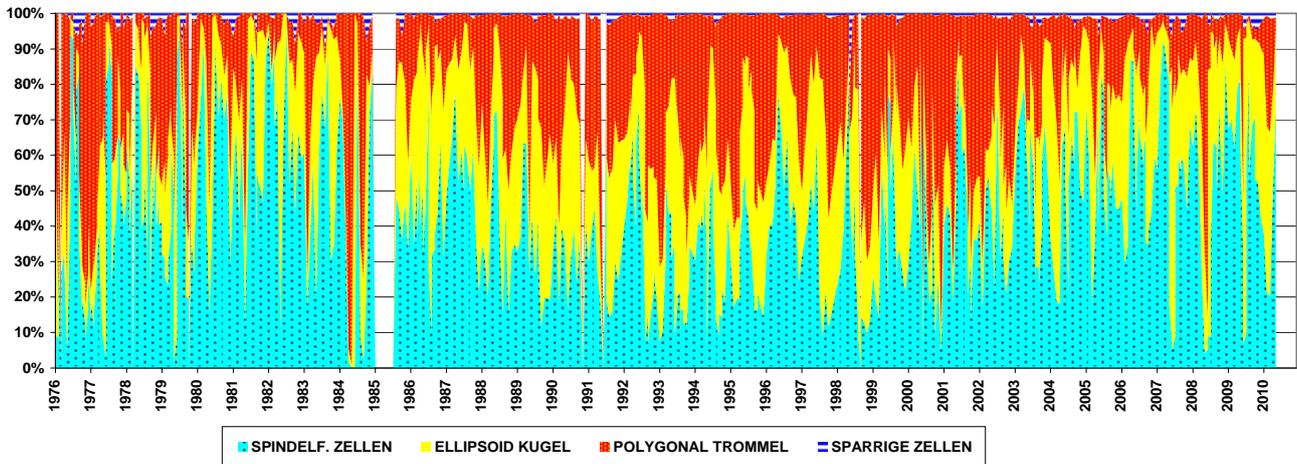


Abb. 10 Veränderung der Zellformen des Phytoplanktons im Laufe der Oligotrophierung.

Die meisten Zellen waren dabei spindelförmig (z.B. *Synedra*, *Rhizosolenia*) oder kugelig-ellipsoid (z.B. Cryptomonaden). Die sparrigen (z.B. *Staurastrum*) und auch die trommelförmigen (z.B. zentrische Kieselalgen) haben weiter an Bedeutung verloren (Abb. 10). Auch die Abb. 10 wurde anhand der Austauschflächen (nicht Biomassen) erstellt, um einen Zusammenhang mit der Produktivität zu diskutieren.

#### 4.5.5 Einfluss der Stickstoff-Fixierung

Für kurze Zeit gewinnen andere Cyanobakterien wie *Aphanizomenon* und *Anabaena*-Arten grössere Biomasse-Anteile. Diese Formen sind fähig, elementaren Stickstoff zu fixieren und sie können ausserdem hoch toxische Stoffwechselprodukte aufbauen. Unter speziellen Bedingungen können sie daher sogar für Fischsterben verantwortlich sein wie 1984 im Sempachersee. Dass es im Vierwaldstättersee nicht zu solchen Vorfällen kam, dürfte auf die frühzeitige Trendwende bei der Trophierung des Vierwaldstättersees zurückzuführen sein.

Die Stickstoffgehalte stiegen in den Schweizer Seen allmählich an, ohne alarmierend hoch zu werden. Mit zunehmender P-Zufuhr wurde das N/P-Verhältnis zunächst zulasten des Stickstoffs verschoben. In einigen Mittellandseen wurde während der Kulmination der P-Konzentration in den 70er Jahren Stickstoff wachstumslimitierend. Dies führte regelmässig zu einem Selektionsvorteil für jene Cyanobakterien, die zur Stickstoff-Fixierung fähig waren und damit die Mangelsituation durch Nutzung von  $N_2$  umgehen konnten. Allerdings war diese Nutzung nicht ganz gratis, die Reduktion von  $N_2$ , die in speziellen Zellen (Heterocyten) der nostocalen Hormogoniophyceen stattfindet, benötigt Reduktionsäquivalente, die das Photosystem I (unter Ausschluss des Photosystems II) liefert. Der ganze Ertrag der Photosynthese fliesst unter diesen Bedingungen in die  $N_2$ -Fixierung. Da ist es sinnvoll, dass die Zellen die entsprechenden Enzyme (Hydrogenase) hemmen, solange noch Ammonium oder Nitrat zur Verfügung steht.

Die Selektion aufgrund der N-Mangelsituation zu Cyanobakterien hatte unerwünschte Seiten. Cyanobakterien neigen dazu, mithilfe ihrer Aertope (früher Gasvakuolen genannt) an der Wasseroberfläche aufzurahmen und sog. Wasserblüten zu bilden. Weil sie hier durch starke Strahlung zugrunde gehen, werden auch Inhaltsstoffe (darunter starke Gifte) freigesetzt. Cyanobakterien können Tumorpromotoren, Neurotoxine, Hepatotoxine oder Dermatotoxine produzieren.

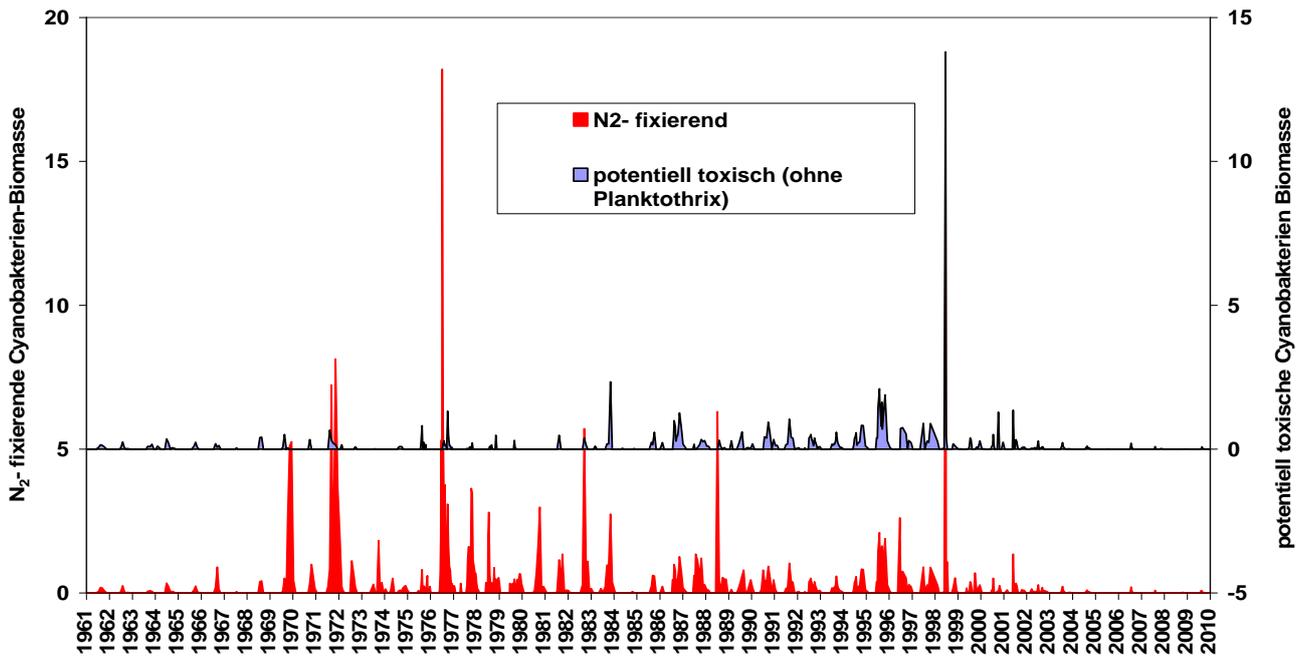


Abb. 11 Potentiell toxische Cyanobakterien (insbesondere *Aphanizomenon*, *Anabaena* und *Microcystis*) und Cyanobakterien, die zur Stickstoff-Fixierung befähigt sind (*Nostocales*).

Die Neurotoxine (z.B. Anatoxin) gehören zu giftigsten Stoffen, die wir kennen. Die Letaldosis (bei Mäusen) liegt bei rund 50 µg/kg Trockengewicht. Weil die Gifte sich über Organismen (z.B. Muscheln) anreichern können und auch das Erhitzen überstehen, besteht auch die Gefahr von Vergiftungen beim Menschen. Beim Fischsterben im August 1984 im Sempachersee gingen praktisch alle Fische (auch robuste Arten) in der trophogenen Zone zugrunde, während anspruchsvolle Fische im Tiefenwasser überlebten (Bürgi et al. 1984). Nur die Fische im Epilimnion kamen mit den Stoffwechselprodukten von *Aphanizomenon* in Berührung. Diese *Aphanizomenon* konnte sich aufgrund der Stickstofflimitierung gegenüber andern Algen durchsetzen und baute eine Biomasse auf, welche die der andern Algen aufwog. Aus unbekanntem Gründen ging dieses Cyanobakterium innerhalb weniger Tage zugrunde, wobei die vorherige Produktion von würstchenförmigen Akineten den plötzlichen Zelltod ankündigte. Dauerzellen (Akineten) werden normalerweise immer dann gebildet, wenn eine benötigte Ressource knapp wird oder ein hemmender Faktor dominant wird.

#### 4.5.6 Entwicklung der Funktionen Beweglichkeit/Grösse

Im Laufe der 50-jährigen Datenserie veränderte sich das Einschichtungsverhalten des Phytoplanktons radikal. Die grösseren und beweglichen Formen übernahmen die Nische der eingeschichteten flottierenden Formen. Auch die kleinen Formen sind heute mehrheitlich aktiv beweglich, verlieren aber gegenüber der Situation vor 25 Jahren partiell wieder an Bedeutung. Während der Zeit der grössten Nährstoffabnahme (1986-1990) waren sie fast ganzjährig mit 40-50% vertreten. Offensichtlich konnten sie schnell auf die sich rasch ändernde Situation reagieren. Die langfristig stabilen Verhältnisse seit dem Millennium begünstigen nun aber die Hungerkünstler.

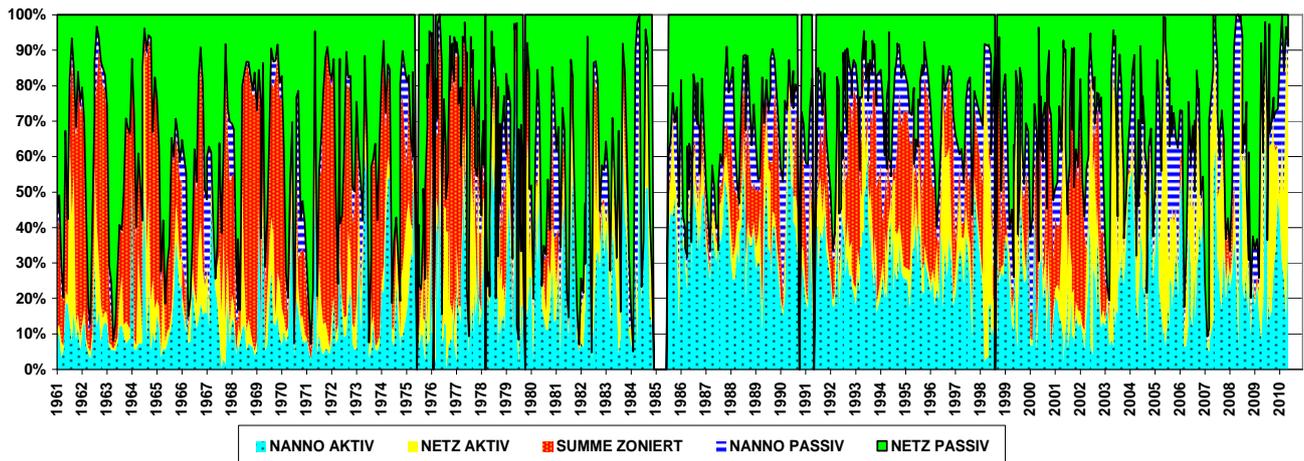


Abb. 12 Die relative Entwicklung der Phytoplanktonbiomasse anhand der Kriterien Beweglichkeit und Grösse

Die Frage, ob die Planktothrix nochmals in grössere Dichte zurückkommt, kann noch nicht endgültig beantwortet werden. Als Eutrophieanzeiger auf tiefem Niveau möchte sie eher etwas höhere Nährstoffgehalte als der Vierwaldstättersee sie heute anbietet. Obwohl sie als Schwachlichtform typischerweise im Metalimnion lebt, hätte sie eigentlich gerne etwas höhere Temperaturen. Diese sind aber in der Sprungschicht apriori niedrig. Für den Einschichtungsprozess sind stabile Gradienten nötig. Je geringer die Erwärmung der Oberflächenschicht wird (abhängig von den partikulären Inhaltsstoffen z.B. Plankton), desto flacher werden die Dichtegradienten. Der vertikale Austausch nimmt zu und die Gefahr steigt, dass die eingeschichteten Organismen bei heftiger Turbulenz ins Oberflächenwasser verdriftet werden. Damit würden sich aber die Aerotope (Gasvakuolen) durch Druckentlastung ausdehnen und die Zellen vollends an die Oberfläche befördern. Schon der Vergleich mit dem turbulenteren Urnersee und Gersauerbecken zeigt, dass dort die Planktothrix zu ihrer besten Zeit geringere Dichten erreichte als im stabiler geschichteten Kreuztrichter.

#### 4.5.7 Entwicklung der r- und K-Strategen

Im Laufe einer Besiedelung wechseln die Bedingungen für Neuzuwachs und Überleben dauernd. Bei einer Neubesiedelung ist  $N$  noch sehr klein, Formen mit hohem  $r$  und kurzer Generationszeit (= r-Strategen) haben hier Vorteile, sie besiedeln den Raum sehr schnell. Sie verbrauchen die Ressourcen und erhöhen die Konkurrenz. Wenn die Kapazitätsgrenze erreicht wird, setzen sich Organismen durch, die nachhaltig mit den Ressourcen und der Energie umgehen und nur wenige Nachkommen mit langer Generationszeit (K-Strategen) haben. Sie sind konkurrenzstark und verdrängen die verschwenderischen r-Strategen. In jeder Gruppe von Organismen (z.B. Vögel, Fische, Säuger etc.) gibt es r-Strategen und K-Strategen (z.B. Mäuse — Mensch). Eine Alge ist gegenüber einer höheren Pflanze ein typischer r-Strategie. Ein Vergleich über solche Organismengruppen hinaus macht deshalb wenig Sinn. Innerhalb der Gruppe lassen sich aber stets Formen finden, die haushälterisch mit den Ressourcen umgehen und solche, die verschwenderisch sind. Im Plankton sind durchaus Formen bekannt, die nährstoffliebend sind und deshalb in eutrophen Seen vorkommen (r-Strategen). Arten, die in einem oligotrophen Gebirgssee überleben können gehören sicher nicht dazu. Hier können nur Spezialisten (K-Strategen) überleben. In mesotrophen Gewässern ist die Zuordnung schwierig, zumal viele Arten einen Teilungsrhythmus haben, der vom Tag-Nacht-Wechsel abhängt. Die Zellen machen am Tag Photosynthese und in der Nacht teilen sie sich. Da es in der Natur pro Tag nur eine Dunkelperiode gibt, ist die Zahl der Teilungen somit plus-minus fix. Nur wenige typische r-Strategen schaffen es, sich mehrfach am Tag zu teilen (z.B. Cryptomonaden und kleine zentrische Kieselalgen) oder in der Nacht mehr als einen Nachkommen (z.B. Grünalgen mit Autosporen) zu produzieren. Die mikroskopische Analyse der Lugol-Proben zeigen sehr selten Teilungsstadien, da die Proben normalerweise im Laufe des Tages geschöpft werden und die Teilung dann abgeschlossen ist. Jene Formen, die aber am Tag noch in Teilung sind, dürften eher als r-Strategen angesehen werden.

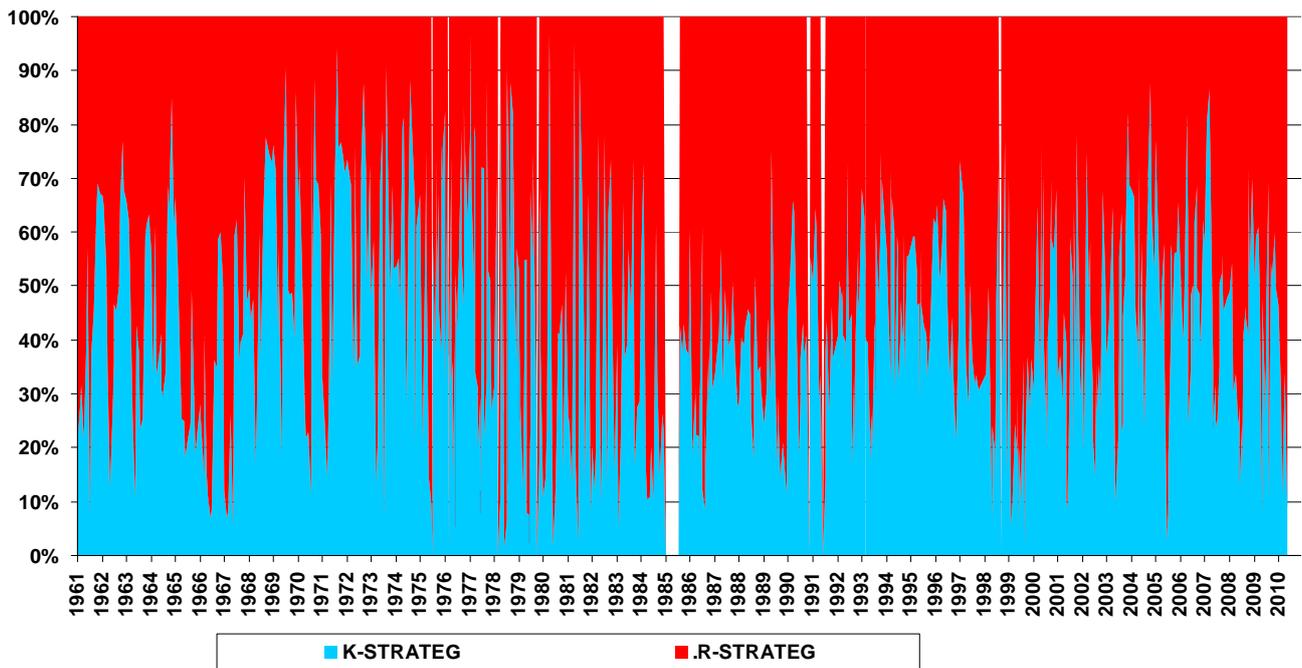


Abb. 13 Relative Entwicklung der Phytoplanktonbiomasse aufgeschlüsselt nach r- und K-Strategen.

Von vielen Arten ist der Teilungsrhythmus nicht bekannt, sie wurden von uns aufgrund von Analogien zugeteilt. Obwohl andere Konzepte existieren, die z.B. auch Wechselstrategen definieren, ist die Zuordnung nicht skalierbar sondern nur im Sinne von  $\pm$  machbar. Dies ist ein Schwachpunkt des Konzeptes, weil viele r-Strategen z.B. auch Dauerstadien einlegen können und umgekehrt typische K-Strategen auch zu Vielfach-Geburten neigen, wenn die Bedingungen gut sind.

Auf den ersten Blick ist aus der Abb. 13 keine langfristige Tendenz ablesbar. Einzig die jährlichen Wechsel der Vorherrschaft von r- oder K-Strategen scheinen signifikant zu sein. Im Winterhalbjahr (hier Okt. bis ca. Februar) dominieren K-Strategen. Dann gibt es aber einen schnellen Wechsel zu r-Strategen, die mit ihrer hohen Wachstumsrate von den rezirkulierten Nährstoffen und der Zunahme des Lichtes im März/April profitieren können. Die Spitzen der K-Strategen folgen ihnen im Mai/Juni was durch das selektive grazing und die Sukzession zu langsam wüchsigen sparrigen Formen zu erklären ist.

In der Phase 1969 bis 1984 erscheinen nochmals kurzfristig dominante Einschübe von r-Strategen, offenbar war zu dieser Zeit die Nachlieferung der Nährstoffe auch im Sommer gewährleistet. Man war zu dieser Zeit auch auf dem Höhepunkt der P-Konzentration. Seither scheint sich eine Koexistenz zwischen den Arten abzuzeichnen mit geringerer Dynamik zwischen den zwei Extremwerten. Die r-Strategen scheinen etwas mehr als die Hälfte der Biomasse zu vereinen.

## 5. Zooplankton-Entwicklung

### 5.1 Mikrozooplankton

Die Protozoen und Rotatorien sind im Plankton häufig genug vertreten, dass sie mit der Lugol-Probe mit vertretbarem Fehler erfasst werden können. Üblicherweise wurde der Inhalt von 50 bis 100 ml in Röhrenverbundkammern gezählt. Darin sind je nach Jahreszeit Hunderte von Ciliaten und Dutzende von Rädertieren vorhanden. Ab und zu kommen auch Larven der Wandermuschel *Dreissena* vor. Die Mikrozooplankter sind meist Strudler oder Schlinger. Sie können Algen fast aller Grössen verwerten. Unter den Ciliaten gibt es auch Spezialisten (z.B. *Nassula*), welche sogar *Planktothrix* verwerten (in der Art von Kindern, die einzelne Spaghetti einsaugen). Im Gegensatz zu den filtrierenden Crustaceen sind Mikrozooplankter sogar befähigt, einzelne Zellen zurückzuweisen, wenn sie nicht gut fressbar sind. Die viel grösseren Krebstiere haben da oft nur die Wahl, entweder den ganzen Nahrungsbrei, den sie filtriert haben, zu schlucken oder mit der Furka als Ganzes zu verwerfen. Während der Zeit mit viel Crustaceen geht das Mikrozooplankton zurück, vorher und nachher kann es höhere Biomassen erreichen.

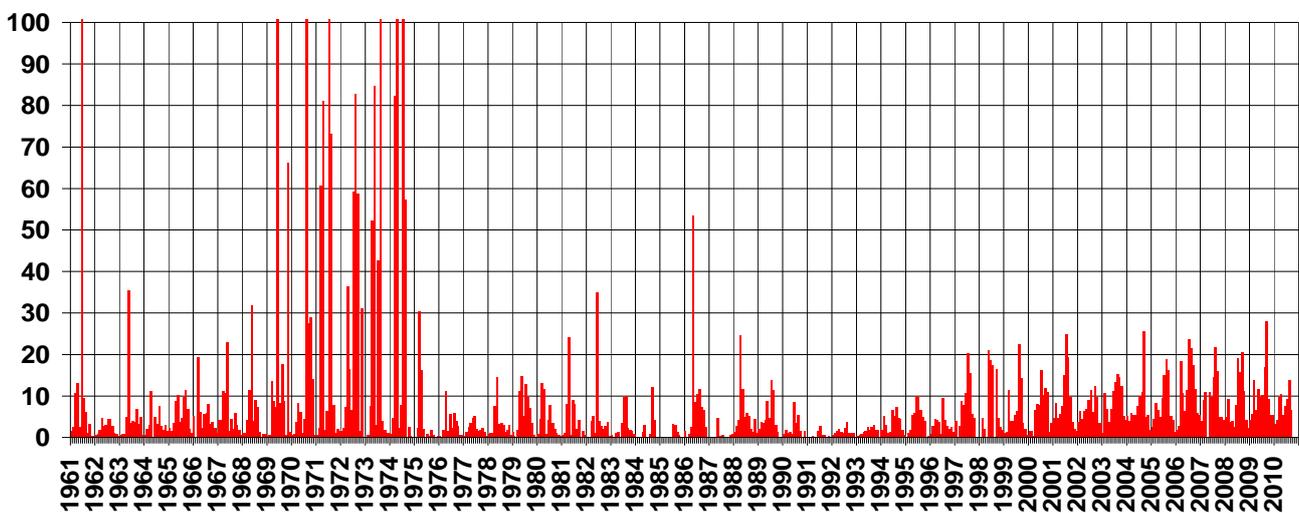


Abb. 14 Biomassen der Mikrozooplankton (insbesondere Protozoen und Rotatorien) in g/m<sup>2</sup> Nassgewicht 0-20 m.

Mikrozooplankter sind – wie die Krebstiere – von der Futterkonzentration abhängig. Dank ihrer sehr viel kleineren Reproduktionszeit können sie sehr schnell auf Änderungen der Nahrungssituation ansprechen. Ciliaten vermehren sich als Einzeller durch Zweiteilung und Rotatorien produzieren parthenogenetisch Klone. Beide Prozesse sind schnell und ermöglichen den Aufbau von Biomassen, welche ähnliche Grössenordnung erreichen wie die der Algen. Sobald jedoch die Crustaceen (im Mai/Juni) höhere Bestände totalisieren, geraten die Mikrozooplankter unter Druck: zum Ersten werden sie von räuberischen Krebsen, und insbesondere von deren Jugendstadien gefressen und zum Zweiten werden sie von den viel effizienter filtrierenden Cladoceren konkurrenziert. Während der Klarwasserphase fehlt ihnen das Futter. Unter solchen Bedingungen wechseln die Rotatorien auf sexuelle Vermehrung. Als Resultat der sexuellen Vereinigung erscheinen Dauereier, die aus dem Plankton verschwinden und eine längere Zeit überdauern. Meist haben sie dann im Herbst nochmals eine Blüte.

Im langfristigen Trend (Abb. 14) stechen die hohen Biomassen während der Eutrophierungsphase ins Auge. Sie decken sich mit den hohen Biomassen der Cyanobakterien, die zumindest zeitweise die filtrierenden Crustaceen an der effizienten Futterverwertung hinderten. Nach dem Rückgang der fädigen Cyanobakterien besserte sich die Futterqualität für die Crustaceen. Ab 1975 wurden die Mikrozooplankter unterdrückt.

## 5.2 Crustaceenplankton

Da das Crustaceenplankton erst ab Mitte 1975 quantitativ erfasst wurde, ist die Aussage über die Konkurrenz in früheren Jahren etwas spekulativ. Immerhin ergab die Nutzung einer anderen Art von Archiv-Material ansatzweise einen Ersatz für die fehlenden Crustaceen-Daten. Auf den Filtern, die für die Präparation der chemischen Analyse verwendet wurden (siehe Kapitel 4.1) waren die eingetrockneten Reste der Krebstiere noch zu erkennen. Mit der Stereolupe konnten die Phyllopoden anhand der erkennbaren Komplexaugen zugeordnet und gezählt werden. Die Ausbeute von ca. 15 Filtern (entspricht dem Filtervolumen von 15 Litern) pro Datum ergab zwar keine vergleichbar guten Zählungen wie die heutigen quantitativen Netzzüge mit Filtervolumen von 200 Liter oder mehr, aber die Dynamik der Phyllopoden-Entwicklung konnte klar erkannt werden (Abb. 15). In dieser speziellen Darstellung ist die zeitliche Abfolge in zwei Achsen (Jahre, Monate) gegliedert. Die Biomasse ist mit Isolinien dargestellt.

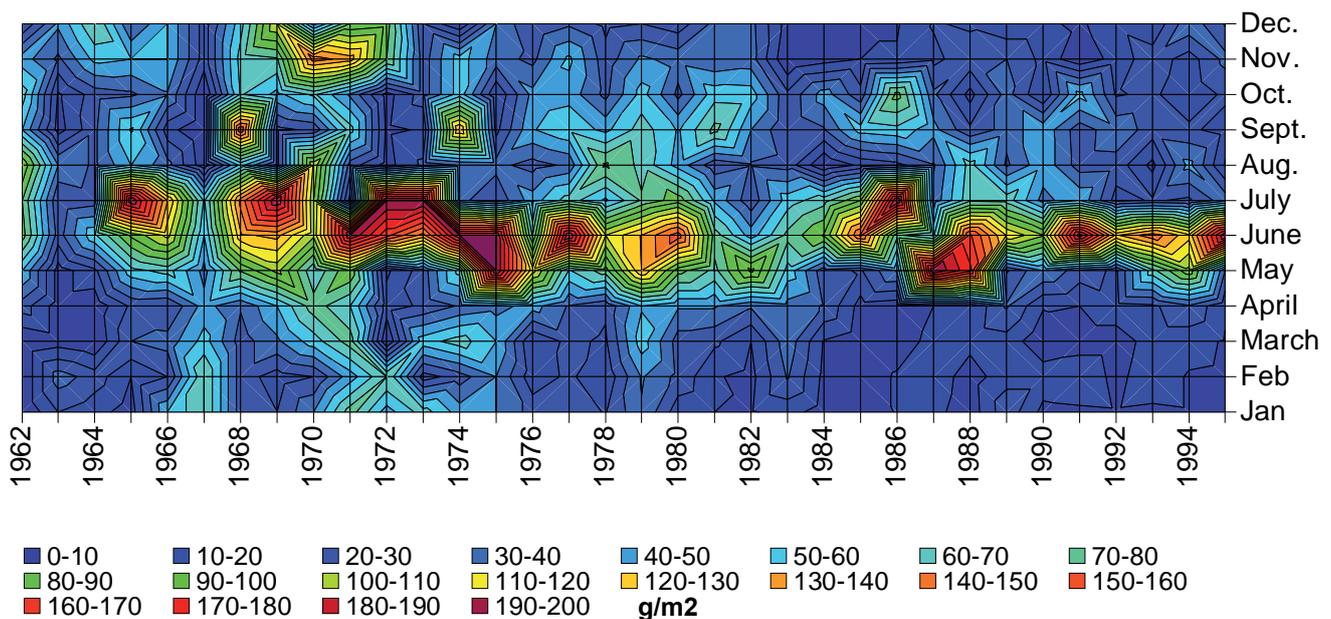


Abb. 15 Entwicklung der herbivoren Phyllopoden in g/m<sup>2</sup> Nassgewicht von 0-110 m ergänzt durch die Zählung auf den Filtern (Aus Bürgi 1999).

In den immerhin 35 Jahren ist die Eutrophierungsphase nicht erfasst, denn 1975 war der P-Gehalt bereits auf dem Kulminationspunkt. Das Zooplankton reagiert schneller und präziser auf die P-Kurve als das Phytoplankton. Dies deckt sich mit Beobachtungen von Lehn (1972), wonach mit Zunahme des Phosphats die Phytoplanktonbiomasse (sog. Rechenvolumen) weniger schnell zunimmt als die Individuenzahl und Biomasse des Zooplanktons. Über die Sukzession zu kleineren schneller wachsenden Zellen wird die Produktion des Zooplanktons gefördert. Umgekehrt ist nun zu erwarten – und unserer Daten stützen dies – dass die Oligotrophierung zunächst die höhere Nahrungskette trifft und durch vermindertes grazing das Phytoplankton während der Hauptvegetationsperiode weniger beeinträchtigt wird. Im Vierwaldstättersee gingen die Fischerträge der Felchen parallel zur P-Kurve zurück, weil die Überlebenschancen der Jungfische von der Zooplanktonkonzentration abhängen (Rellstab et al. 2004).

Die Biomasse-Entwicklung der Crustaceen ist extrem zyklisch. Im Frühjahr nimmt die Population fast aus dem nichts heraus sprunghaft zu, um dann ebenso plötzlich asymmetrisch wieder abzufallen. In der zweiten Jahreshälfte können zwar nochmals ein bis zwei kleine Peaks erscheinen, diese haben aber niemals die Intensität der Mai/Juni-Entwicklung. Die Zusammensetzung der filtrierenden Cladoceren (im Volksmund „Wasserflöhe“ genannt) hat sich mehrfach verändert. Mit zunehmender Futtermenge (Eutrophierungsphase) kamen *Daphnia galeata*-Typen bzw. Hybride mit *D. hyalina* auf. Gen-Analysen zeigen auf, dass die Hybriden sehr wichtig sind. *D. galeata* hat ein anderes Migrationsverhalten als *D. hyalina*. Im Vierwaldstättersee wandert *D. hyalina* täglich rund 70 m in die Tiefe, während *D. galeata* in der trophogenen Zone bleibt. Damit nimmt *D. galeata* grössere Verluste durch zooplanktivore Fische in Kauf. Sie kann diese ausgleichen, weil sie stets inmitten der Futterquelle schwebt und entsprechend der höheren Oberflächen-Temperatur höhere Zuwachsraten hat. Die migrie-

renden Formen brauchen nicht so viel Nahrung, weil sie viele Stunden am Tag im Naturkühlschrank „Hypolimnion“ bei rund 5 °C schweben. Es bleibt aber auch weniger Energie für die Produktion von Nachkommen übrig. Im Laufe der letzten 15 Jahre sind die galeata-Typen weitgehend verschwunden. Die Strategie, Verluste und Respiration im warmen Oberflächenwasser durch erhöhte Sekundärproduktion auszugleichen geht nicht mehr auf, weil die Futterkonzentration zu klein ist. Wie in früheren Jahrzehnten ist der kleine Helmwasserfloh *D. cucullata* wieder regelmässig zu finden. Durch Plastizität (Helm/Spina) reagiert er saisonal auf die Anwesenheit invertebrater Räuber.

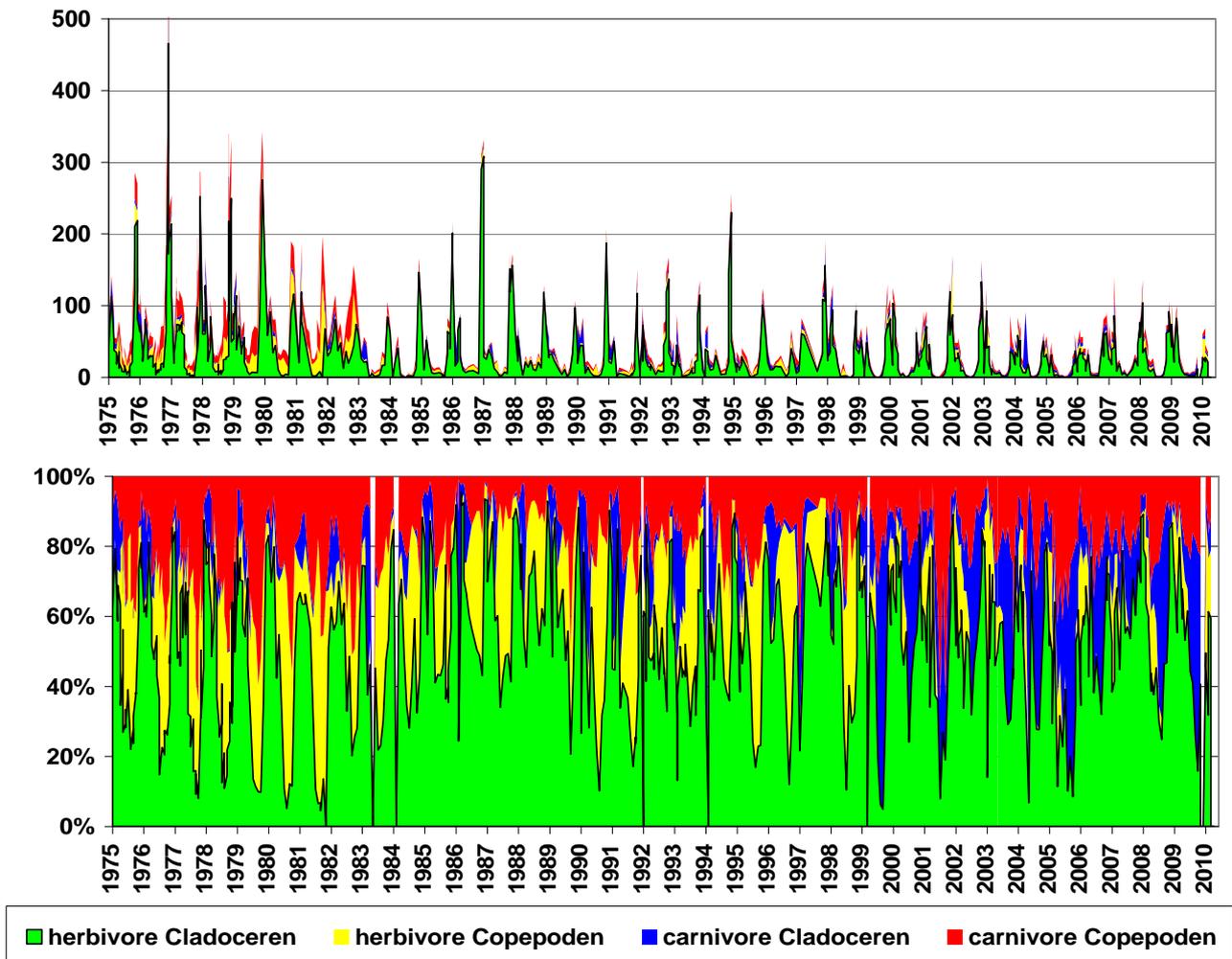


Abb. 16 Entwicklung der Crustaceenbiomasse im Vierwaldstättersee absolut in g/m<sup>2</sup> Nassgewicht von 0-110 m (oben) und prozentual (unten).

Aus der unteren (prozentualen) Darstellung in Abb. 16 kommt die Abfolge von herbivoren Cladoceren zu Copepoden und carnivoren Cladoceren als schnelle Wechsel zum Ausdruck. Diese Wechsel finden meist Mitte Jahr statt. Die carnivoren Cladoceren mit *Bythotrephes longimanus* und *Leptodora kindtii* als Hauptarten sind typische Sommerformen. Diese Raubcladoceren sind zwar absolut seltener geworden, aber im Vergleich zu ihren Futterorganismen (den kleinen Zooplankern) dominanter. Sie sind für die Verluste der kleineren Zooplankter effizienter als die Planktonfressenden Fische. Die räuberischen Copepoden umfassen die C<sub>4</sub>-C<sub>5</sub>-Copepodit -Stadien und die adulten *Cyclops abyssorum*, *C. vicinus* und *Mesocyclops leuckarti*. Die anderen Cyclopoiden sind nur sporadisch im Plankton. Während *C. vicinus* einen Sommerschlaf macht, bewohnen *Mesocyclops* und *C. abyssorum* das Plankton in der warmen Jahreszeit. Aus diese Weise ist die ökologische Nische der räuberischen Copepoden immer besetzt. Zu den herbivoren Copepoden zählen neben den Schwebekrebsen *Eudiaptomus gracilis* auch sämtliche Jugendstadien der andern Copepoden bis zum dritten Copepodit-Stadium. Der Rückgang der herbivoren Copepoden-Biomasse ist im Berichtszeitraum auf beide Teile zurückzuführen. Der ganzjährig im Plankton vorhandene calanoide Schwebekrebs *Eudiaptomus gracilis* gilt eher als K-Strategie. Er sollte auch unter geringerer Phytoplankton-Produktion weiter existieren können.

## 6. Interaktionen Phyto-Zooplankton

### 6.1 Räuber-Beute-Beziehungen, grazing

#### 6.1.1 Die Stellung des Zooplanktons in der Nahrungskette

Das Zooplankton übernimmt eine zentrale Rolle in der trophischen Kaskade. Es ist deshalb auch die zu steuernde Grösse in Nahrungsketten-Manipulationen. Um die Potenz der Phytoplanktonproduktion einzuschränken gibt es neben der Begrenzung von unten (sog. bottom-up, limitierende Nährstoffe, Licht) auch top-down Regulationen durch Frass. Im Wesentlichen geht es dabei immer darum, das Zooplankton zu fördern, damit die Algen vermindert werden, denn niemand stört sich an den vielen durchsichtigen Zooplanktonorganismen. Die Massenentfaltungen der Algen und die „Wasserblüten“, die es zu verhindern gilt, stören vielfältig (Geruch, Toxine, Sauerstoffdefizit im Hypolimnion, Ästhetik). Im Labor kann mit Zugabe von gezüchtetem Zooplankton ein overgrazing erzielt werden. In der Natur ist das technisch nicht machbar. Deshalb setzt man hier auf die indirekte Bevorzugung des Zooplanktons, indem man dessen Feinde ausfischt oder durch Superräuber fressen lässt. Mit Biomanipulationen konnten insbesondere in kleineren Seen drastische Veränderungen herbeigeführt werden (Shapiro & Wright, 1984; Gulati & VanDonk, 1989).

#### 6.1.2 Biomanipulationen im Vierwaldstättersee

Im Vierwaldstättersee wurde die Kopplungsstärke in den frühen 80er Jahren mittels Limnocorral-Technik untersucht. In Plastic-Containern mit rund 80 m<sup>3</sup> Inhalt wurde das Zooplankton durch grosse Netze verschiedener Maschenweite variiert. Die Reaktion des Phytoplanktons nach dem partiellen Ausfischen des Zooplanktons war sehr augenfällig: Das Phytoplankton trübte das Wasser und veränderte das Sedimentationsverhalten (Bloesch & Bürgi, 1989). Die fischereiliche Bewirtschaftung stellt auch eine Biomanipulation dar. Die Felchen („Brotfische der Berufsfischer“) sind planktivor; sie fressen Zooplankton. Dabei bevorzugen sie grosse Formen (z.B. Bythotrephes oder grosse Daphnien). Unter wachstumslimitierten Bedingungen hungern die Fische und wachsen nicht mehr sehr stark. Während sie in eutrophen und mesotrophen Seen kaum einen Einfluss auf das Zooplankton haben (dieses vermehrt sich dort viel zu schnell) sind sie unter oligotrophen Bedingungen mitverantwortlich für Verschiebungen sowohl der Artenzusammensetzung wie Planktonbiomasse. Die Verschiebungen bei der Gattung Daphnia (z.B. das Zurückkommen der kleinen *D. cucullata*) dürfte zumindest teilweise durch selektiven Frass der grösseren Daphnia-Arten zustande gekommen sein.

#### 6.1.3 Phasenverschobene Entwicklungskurven von Phyto- und Zooplankton.

Die Entwicklung von Phyto- und Zooplankton wäre ohne das grazing nicht zu erklären. In den nachfolgenden Abbildungen 17 bis 22 mit jeweils 3 Jahren Planktonverlauf ist die gegenseitige Abhängigkeit herauszulesen. Das Muster wiederholt sich vielfach. Wenn genug Futteralgen vorhanden sind (Abb. 17, 18, 19) können sich viele herbivore Cladoceren entwickeln. Der Appetit dieser Zooplanktonbiomasse übersteigt dann regelmässig das Angebot an Algen. Sobald die Zooplankton-Organismen nicht mehr von den Zinsen leben (= nachwachsende Biomasse der Algen) gehen sie ans Kapital und filtern den See förmlich leer. Damit ist natürlich auch ihr eigenes Schicksal besiegelt und sie verhungern. Bevor sie verschwinden, wird statt der üblichen Parthenogenese (Jungfernzeugung) sexuelle Reproduktion beobachtet. Erst unter ungünstigen Bedingungen werden Männchen erzeugt, die dann die verbleibenden Weibchen begatten. Der Sinn dieser sexuellen Reproduktion liegt in der Neukombination der Gene. Die Nachkommen sollen möglichst diversifiziert sein, um für jede Neukonstellation der Umwelt eine Antwort zu haben. Damit die Nachkommen aber nicht gleich verhungern, sind sie als Latenzeier in einer schützenden Hülle (sog. Ephippium) für ein monatelanges bis jahrelanges Überleben ausgerüstet. Die Ephippien sind mit Luftkammern versehen, so dass sie an die Oberfläche steigen. Dort bleiben sie unbenetzbar am Oberflächenhäutchen hängen und werden mit den Winden ins Litoral verfrachtet. Im Mai/Juni sind diese Ephippien wie eine bräunliche Chamhaut am Ufer sichtbar. Damit wird auch die Chance erhöht, im Gefieder von Wasservögeln oder im Fell von Säugern in andere Gewässer getragen zu werden. Nach einer Ruhephase am Boden sind die Cladoceren zum Schlüpfen bereit, sobald die Bedingungen wieder besser werden. Die Impulse durch Wechsel von Licht, Temperatur, Sauerstoff sind im Litoral viel ausgeprägter als in den Tiefenzonen des Sees. Die ans Ufer verfrachteten Dauereier schlüpfen darum eher als im Tiefensediment. Die Jungtiere treffen im Litoral meist einen gedeckten Tisch an, weil die Uferzonen diffus Nährstoffe aus dem Umland erhalten und produktiver sind als das Pelagial. Allerdings müssen die Cladoceren das Ufer bald verlassen, weil hier auch viele Feinde auf sie warten.

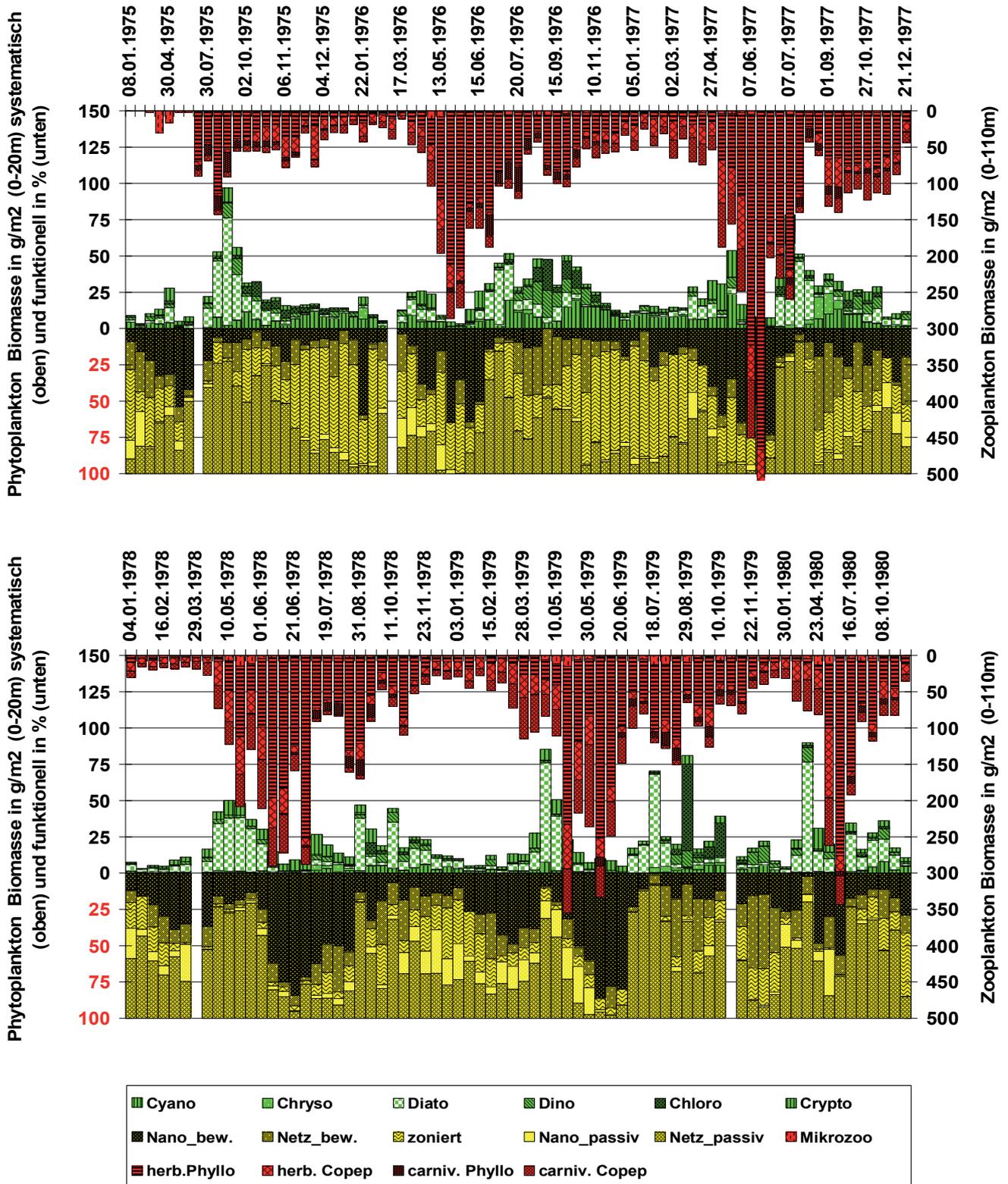


Abb. 17 a,b Phyto-Zooplankton-Interaktionen 1975-1977, 1978-1980 systematisch und funktionell

Die Dauereier, welche in die Tiefenzone verfrachtet werden, bleiben dort vielfach jahrelang keimfähig. Wenn sie im Sedimentationsstrom zugedeckt werden und keine Weck-Impulse erhalten, gehen sie nach 30 bis 40 Jahren zugrunde. Solange kann man sie aber zwecks ökologischen Studien in Sedimentbohrkernen auf-sammeln und zum Leben erwecken (Keller et al. 2000).

In den 35- bzw. 50-Jahres-Dynamik gehen die Feinheiten der Wechselwirkungen verloren. Dazu muss die Auflösung erhöht werden. Mit 3-Jahres-Tranchen ab 1975 sind die saisonalen Abläufe noch gut zu erkennen, ohne den Umfang dieses Berichtes zu strapazieren. Die Skalierung der Achsen in Abb. 17 bis 22 wurde stabil gehalten, so dass die Absolutwerte vergleichbar sind. Die ersten 6 Jahre (Abb. 17 a, b) wurden mit einer 14-täglichen bis wöchentlichen Probenahmen gut aufgelöst. Dank diesen kurzen Intervallen konnten die Maxima und Minima besser aufgelöst werden. Aber selbst hier können wir davon ausgehen, dass man durchschnittlich 10 mal daneben greift, d.h. eine Flankenmessung vornimmt und die Peaks nicht beprobt. Umso signifikanter ist die Aussage der so festgestellten Maxima und Minima. Die Höhen und Tiefen dürften in Wirklichkeit noch extremer sein. Immerhin zeigt sich aber auch, dass die sich meisten Massenentfaltungen durch einen meist exponentiell verlaufenden Aufbau und eine ebensolche Auflösung über ein bis zwei Monate erstrecken. Mit den monatlichen Proben erfasst man nur gerade in 3% aller Probenahmen die wirklichen Spitzen (oder Tiefen) aber die Dynamik wird abgeflacht erhalten. Die Jahres-Mittelwerte sind dadurch mit einer grösseren Streuung behaftet, aber sie bleiben vergleichbar. Da der Zählfehler insbesondere bei Massenvermehrungen klein ist, sind Unterschiede, die mehr als  $\pm 20\%$  ausmachen, signifikant. Das Züngeln der Zooplanktonbiomassen in den Jahren 1977, 1978, 1979 ist daher reell. Innerhalb der Klarwasserphase gab es zwei bis drei Crustaceen-Maxima, die eine deutliche Umschichtung der Algenbiozönose zur Folge hatten. Der Zusammenbruch des Phytoplanktons setzte eine Sukzession hin zu Netzplankton in Gang. Bis dieses dominierte, waren einzig die schnellwüchsigen Cryptomonaden in der Lage, die grazing-Verluste einigermaßen auszugleichen. Als Vertreter der beweglichen Nanoplankter erhöhte sich ihr relativer Anteil auf 80%.

Die extrem hohen Zoo-Biomassen von über  $500 \text{ g/m}^2$  Nassgewicht übertrafen zu dieser Zeit die Algenbiomassen um das 120-fache. Auch, wenn der höhere Wassergehalt des Zooplanktons berücksichtigt wird, ist diese Bilanz so einseitig, dass das Zooplankton nicht überleben kann.

#### 6.1.4 Räuber-Beute Beziehungen gemäss Lotka & Volterra

Auch in den Jahren 1981 bis 1983 (Abb. 18) zeigen sich noch Phasenverschiebungen der Phyto- und Zooplankter, die einer Räuber-Beute-Relation nach Lotka (1925) und Volterra (1931) entsprechen. Da die Kapazität des

Lebensraumes im Laufe des Jahres abnimmt, gilt jeweils nur die erste Regel, jene der nachlaufenden Kurve der Räuber. Die Mittelwerte über die Schwankungen sind nicht stabil, sondern streben gegen Null. Die zweite und allenfalls dritte Zooplanktonspitze sind degressiv geringer als der Peak im Mai. Im Phasendiagramm ergeben sich deshalb nicht geschlossene Kurven sondern Spiralen, da der Endpunkt der ersten Räuber-Beute-Interaktion nicht beim Startpunkt derselben endet. In der Zwischenzeit sind im Plankton Teile der Beute und Räuber sedimentiert und wurden nicht ersetzt. Erst die Winterzirkulation bringt die Kapazität des Lebensraumes wieder auf das alte Niveau zurück. Während der Oligotrophierung gilt auch das nicht, weil dann die Verluste vom Vorjahr nicht komplett ersetzt werden.

Die Gleichungen, die dem Lehrbuch-Beispiel vom kanadischen Luchs und Schneeschuhhasen zugrunde liegen, basieren auf der Trefferwahrscheinlichkeit des Zusammentreffens. Diese steuert den Verlust der Beute und ist zugleich verantwortlich für den Energie-Input des Räubers.

#### Gleichungen:

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= \mu \cdot N_1 - d \cdot N_1 - c \cdot N_1 \cdot N_2 \\ &= a \cdot N_1 - c \cdot N_1 \cdot N_2 \end{aligned} \quad (1)$$

$$\frac{dN_2}{dt} = Y \cdot c \cdot N_1 \cdot N_2 - e \cdot N_2 \quad (2)$$

- $N_1$  = Beuteindividuen
- $N_2$  = Räuberindividuen
- $\mu$  = Wachstumsrate Beute
- $d$  = Todesrate Beute (ohne Räubereinfluss)
- $a$  = Netto-Wachstumsrate Beute =  $\mu - d$
- $c$  = Treffen von Räuber und Beute = Tod durch Räuber
- $Y$  = Ausnützung der Nahrung durch Räuber (Faktor kleiner 1)
- $e$  = Todesrate der Räuber

$$\frac{dN_1}{dt} = a \cdot N_1 - b \cdot N_1^2 - c \cdot N_1 \cdot N_2 \quad (3)$$

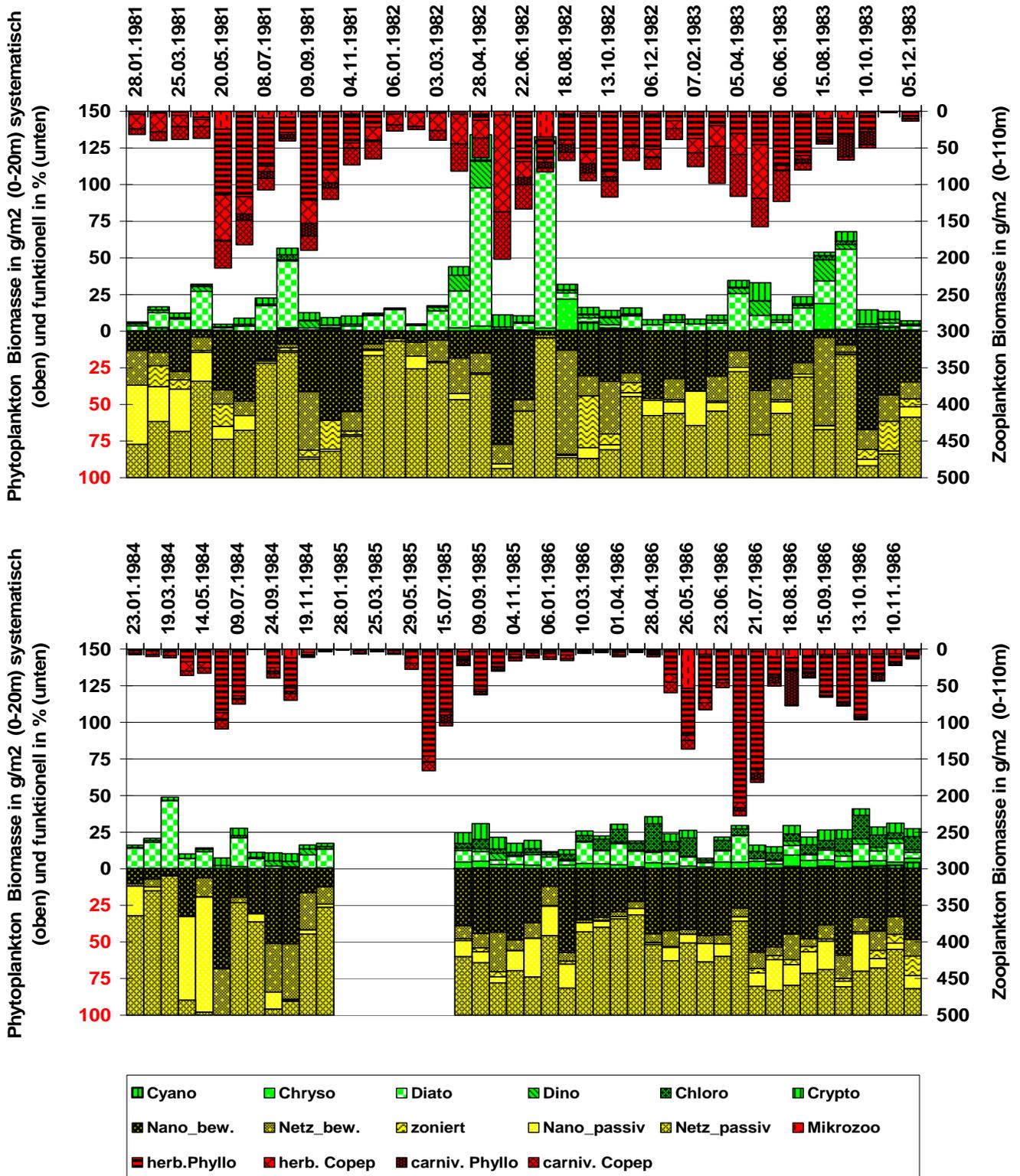


Abb. 18 a,b Phyto-Zooplankton-Interaktionen 1981-1983, 1984-1986 systematisch und funktionell

Die Trefferwahrscheinlichkeit sinkt, wenn Beute und/oder Räuber abnehmen, sie ist maximal, wenn beide zahlreich sind. In der Natur würde bei hoher Beutedichte eine Bremse eingebaut, da die Räuber nicht entsprechend der Beutezahl immer mehr Tiere fressen, denn sie brauchen Zeit zum Fangen und Händeln der Beute. Auch die Beute kann (bei fehlender Räuberichte) nicht ins unendliche wachsen, weil sie durch die knapper

werdenden Ressourcen begrenzt wird. In der Gleichung (1) muss dann ein begrenzender Faktor  $-b \cdot N_1^2$  eingeführt werden: Gleichung (3) im Kasten. Die Parameter a und b sind keine Konstanten, sondern Faktoren, die sich im Laufe der Zeit mit dem Nährstoffangebot verändern. Die Hemmung tritt erst bei relativ hohen Beute-Populationen in Kraft, deshalb ist sie als Quadrat der Beutedichte eingetragen.

Ab 1984 (Abb. 18 b) ist die von rezirkulierten Nährstoffen gespiesene Sommerentwicklung gegenüber den ausgeprägten Maxima, wie sie noch zwei Jahre zuvor regelmässig im Juli bis September auftraten, kaum mehr zu beobachten. Die Zooplanktonbiomasse indessen zeigt immer noch ein deutliches Optimum im Mai/Juni. Offensichtlich reicht die vorgängige Phytoplanktonentwicklung im März/April aus, um den Crustaceen eine kurze, aber intensive Aufbauphase zu erlauben. Die Phase mit messbaren Abweideverlusten (overgrazing) im Juni ist nicht mehr so lang und heftig. Der Einschnitt bei der Phytobiomasse dauert rund 14 Tage und geht kaum unter  $10 \text{ g/m}^2$ . Leider sind 1985 die Phytoproben im ersten Halbjahr ausgefallen. Die Entwicklung im zweiten Halbjahr gleicht aber weitgehend der Situation im 1986. Deshalb kann geschlossen werden, dass auch das erste Halbjahr ähnlich gelaufen ist.

Nach dem eintönigen 1985/86 konnte man nicht erwarten, dass in den Folgejahren eine Steigerung der Biomasseproduktion möglich sei. Die nächsten 5 Jahre lehrten uns, dass eine gesicherte Tendenz nur durch langfristige Beobachtungen möglich ist, denn die kurzfristige Umkehr der P-Entwicklung 1986/87 liess die Biomassen wieder ansteigen (Abb. 19 a, b). In diesen Jahren wurden die zweit- und dritthöchste Jahresbiomasse der ganzen 50-jährigen Serie gemessen. Höher war nur das Jahr 1971 (Abb. 5). Dabei gaben nicht einzelne hohe Spitzen den Ausschlag, sondern der ausgeglichene Verlauf der Phytobiomasse auf hohem Niveau. Es kann von einem wüchsigen Jahr gesprochen werden. Ein solches liegt vor, wenn z.B. nachts häufig Starkniederschläge und Gewitter für hohe P-Spitzen in Zuflüssen sorgen und tagsüber warmes sonniges Wetter herrscht. Die eingeschwemmten Nährstoffe können dann optimal verwertet werden. Auch in andern Seen (z.B. Bodensee, Sempachersee konnten in diesen Jahren sehr hohe Biomassen registriert werden, obwohl die P-Gehalte auch dort rückläufig waren. Im Bodensee erreichte die Planktonbiomasse im 1988 den höchsten dort gemessenen Jahresmittelwert (Jahresberichte der IGKB). Vermutlich hatte diese Algenproduktion auch mit Umschichtungen im Plankton zu tun. Im Sempachersee beispielsweise herrschte über Monate hinweg eine Massenvermehrung von *Staurastrum*, eine Jochalge, die sonst überhaupt nicht zu Massenentfaltungen neigt und eher als K-Strategie gilt. Im Vierwaldstättersee konnte sich die „Burgunderblutalge“ wieder etablieren, nachdem sie 1984 praktisch verschwunden war.

#### 6.1.5 Einfluss des P-Verbots in Textilwaschmitteln

Ab 1986 wurde das P-Verbot in Textilwaschmitteln in Kraft gesetzt. Es sah aber eine Übergangsfrist vor, in der schon vorhandene Waschmittel aufgebraucht werden durften. Faktisch wurde das Verbot daher erst 1987 wirksam. Von 6000 t P sank die Last aus Waschmitteln innerhalb eines Jahres auf 1000 t. Da nur Textilwaschmittel reglementiert wurden, kam weiterhin Phosphor aus andern Reinigungsmitteln ins Wasser. Da die dritte (P-Fällung) und vierte (Flockungsfiltration) Reinigungsstufe in den Abwasserreinigungsanlagen im Einzugsgebiet der Schweizer Seen schon realisiert waren, wirkte sich das P-Verbot vorwiegend auf die Fliessgewässer ohne Seeneinzugsgebiet aus. Im Vierwaldstättersee wurde 1986 sogar eine P-Erhöhung gemessen, die aber 1987 wieder eliminiert war. Dies deutet darauf hin, dass nach Importverbot noch erheblich Mengen an P-haltigen Waschmitteln verwendet wurden. Eine Zunahme der P-Konzentration im See nach Verdünnung und Zehrung durch die hohe Algenbiomasse bedeutet, dass die P-Zufuhr erheblich gesteigert sein musste. Danach setzte aber definitiv eine P-Abnahme auf Werte unter  $10 \text{ mg/m}^3$  ein und stabilisierte sich auf dem heutigen Niveau zwischen  $5$  und  $10 \text{ mg/m}^3$ . Aus Redfield folgt, dass aus  $1 \text{ g}$  Phosphor ca.  $100 \text{ g}$  Trockengewicht entsteht. Bei  $10 \text{ mg/m}^3$  sind das  $1 \text{ g/m}^3$  Trockengewicht oder  $20 \text{ g/m}^2$  von  $0$ - $20 \text{ m}$ . Dies entspricht einem Frischgewicht oder Nassgewicht von rund  $300 \text{ g/m}^2$  Zooplankton oder ca.  $80 \text{ g/m}^2$  Phytoplankton, bzw. einem Gemisch aus beiden Teilen innerhalb dieser Grenzen. Mit Ausnahme einzelner Frühjahres-Werte (mit Nachschub aus der Tiefe) wurden diese Durchschnittswerte weitgehend eingehalten. Die höchsten Zooplankton-Biomassen nach 1987 lagen bei  $250 \text{ g/m}^2$  (1995; Abb. 20); meistens waren die Jahreshöchstwerte zwischen  $100$  und  $200 \text{ g/m}^2$ . In den letzten zehn Jahren wurden gerademal 4 Zoo-Proben mit knapp  $150 \text{ g/m}^2$  gefunden (Abb. 21, 22). Die Phytoplanktonbiomassen erreichten seit 2004 nie mehr die  $10 \text{ g/m}^2$  - Grenze, was mit dem extrem tiefen P-Gehalt von  $5 \text{ mg/m}^3$  zu erklären ist. Eine Limitierung der P-Zufuhr zu den Kläranlagen erniedrigt nicht nur proportional den Output im gereinigten Abwasser. Die Biologie im Belebtschlamm benötigt für den Aufbau der eigenen Substanz auch entsprechende Mengen an P. Vom kleineren Angebot wird immer noch gleich viel weggenommen, was einen überproportional kleineren Rückstand im abfliessenden Wasser ergibt.

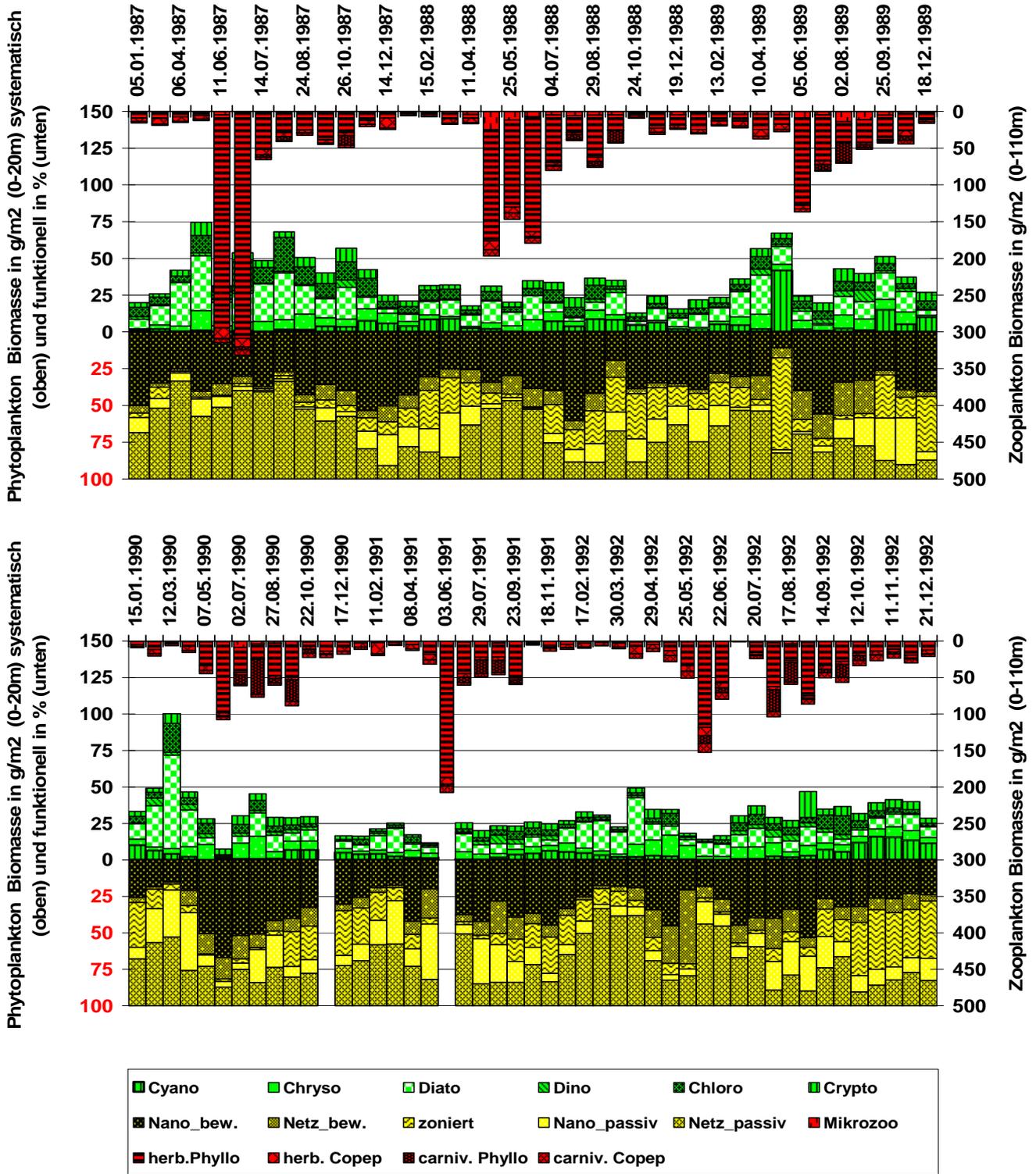


Abb. 19 a,b Phyto-Zooplankton-Interaktionen 1987-1989, 1990-1992 systematisch und funktionell

### 6.1.6 Entwicklung der Klarwasserstadien

Die Klarwasserstadien werden nach 1990 immer weniger deutlich sichtbar. Die Spitzen des Zooplanktons finden zwar immer noch im Juni statt, sie führen aber nicht jedes Jahr zu einem Zusammenbruch des Phytoplanktons. 1990 konnte nach einer guten Aufbauphase im Frühjahr ein Minimum im Phytoplankton gefunden werden, ohne dass eine ausgesprochen hohe Zooplanktondichte vorhanden war. In den Jahren danach (Abb. 20 a) waren zwar klare Zoobiomassen-Spitzen vorhanden, aber sie erzielten keine Wirkung beim Phytoplankton. Erst 1996 und 1998 ergeben sich wieder typische Räuber-Beute-Phasenverschiebungen (Abb. 20 b). Ab 1999 scheinen die Räuber-Beute-Phasenverschiebungen ganz aufgehoben. Die höchsten Phytobiomassen werden in den Jahren 2000, 2001, 2005 im Juni gemessen, zu Zeiten also, in denen früher das Klarwasserstadium stattfand (Abb. 21). 2002 treffen sich die höchsten Biomassen von Phyto und Zooplankton gleichzeitig im Juli. Die schiefgipflige Form der jährlichen Zooplanktonentwicklung der 70er Jahre ist einer breiten Glockenkurve gewichen. Die Maxima dieser Glockenkurve werden eher in der zweiten Jahreshälfte gemessen (Juli bis September). Dann treffen sie mit dem zweiten Entwicklungsschub des Phytoplanktons zusammen. Das Phytoplankton ist infolge Nährstoffknappheit bottom-up kontrolliert.

Die Spezialisten, die relative Anteile erobern konnten, gehören zu den Chrysophyten und Dinophyten. Sie sind meist beweglich (Netz\_bew.) und sparsam. Auch die kleinen passiv schwebenden Formen (Nano\_passiv z.B. zentrische Diatomeen) konnten zuweilen grössere relative Anteile erobern, wobei immer vor Augen gehalten werden muss, dass der gesamte Kuchen inzwischen sehr klein geworden ist.

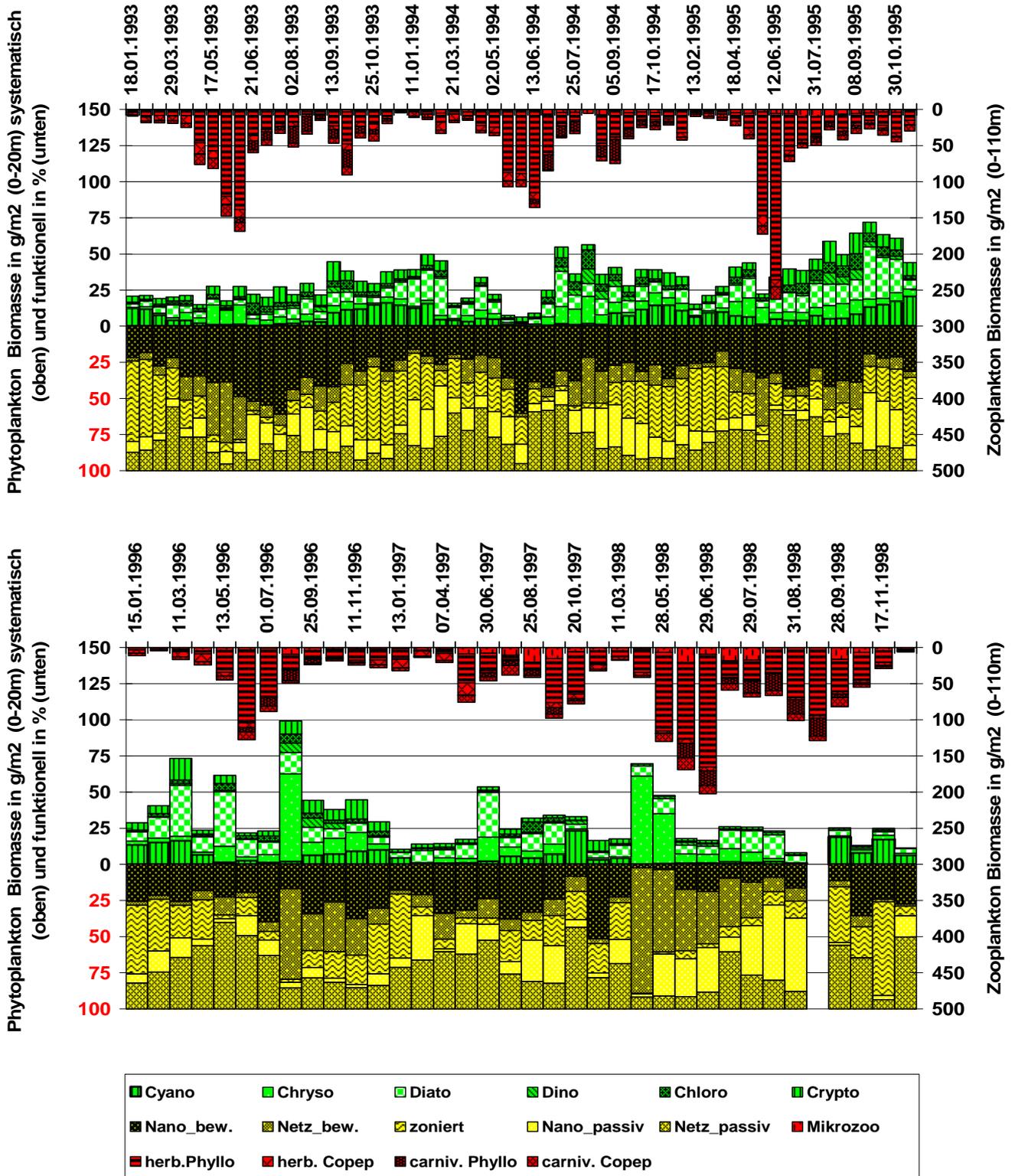


Abb. 20 a,b Phyto-Zooplankton-Interaktionen 1993-1995, 1996-1998 systematisch und funktionell

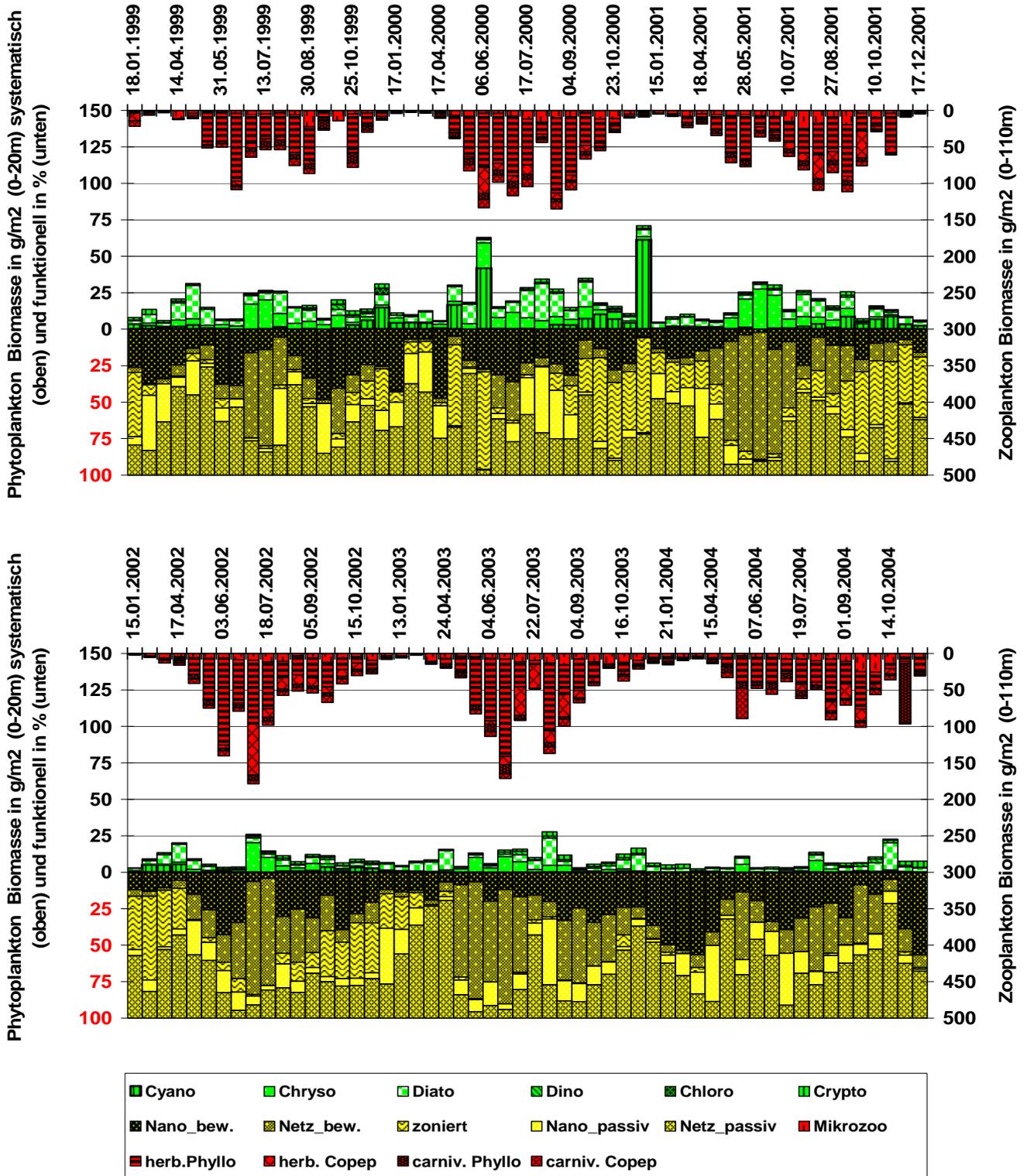


Abb. 21 a,b Phyto-Zooplankton-Interaktionen 1999-2001, 2002-2004 systematisch und funktionell

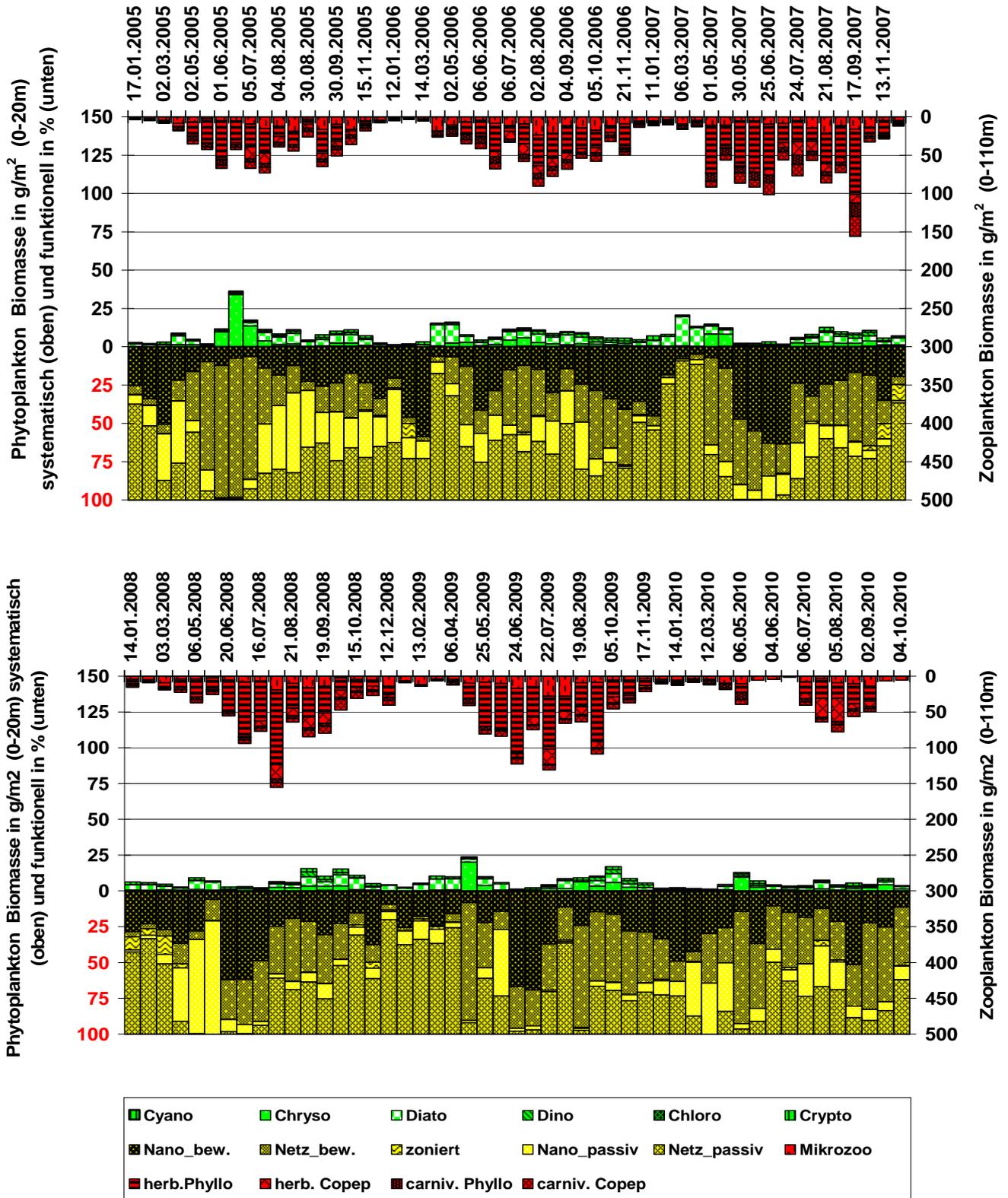


Abb. 22 a,b Phyto-Zooplankton-Interaktionen 2005-2007, 2008-2010 systematisch und funktionell

## 6.2 Kopplungsstärke der Wechselwirkung Phyto-Zoo

Die Kopplungsstärke ist anhand der Auslenkung der Gesamtbiomasse sichtbar. Die „Erdbebenkurve“ (Abb. 23) zeigt auf, dass bei höheren P-Gehalten die Auslenkung Mitte Jahr besonders gross ist. Unter der Bedingung, dass genug Nährstoffe für eine exponentielle Entwicklung vorhanden sind, nimmt zunächst die Phytobiomasse zu, dann infolge grazing durch Zooplankton ab und phasenverschoben wieder zu. Innerhalb eines Monats kann dabei die Biomasse auf mehr als den 10-fachen Wert (In Abb. 23 Wert 10) steigen oder auf einen Zehntel (Wert -10) abnehmen.

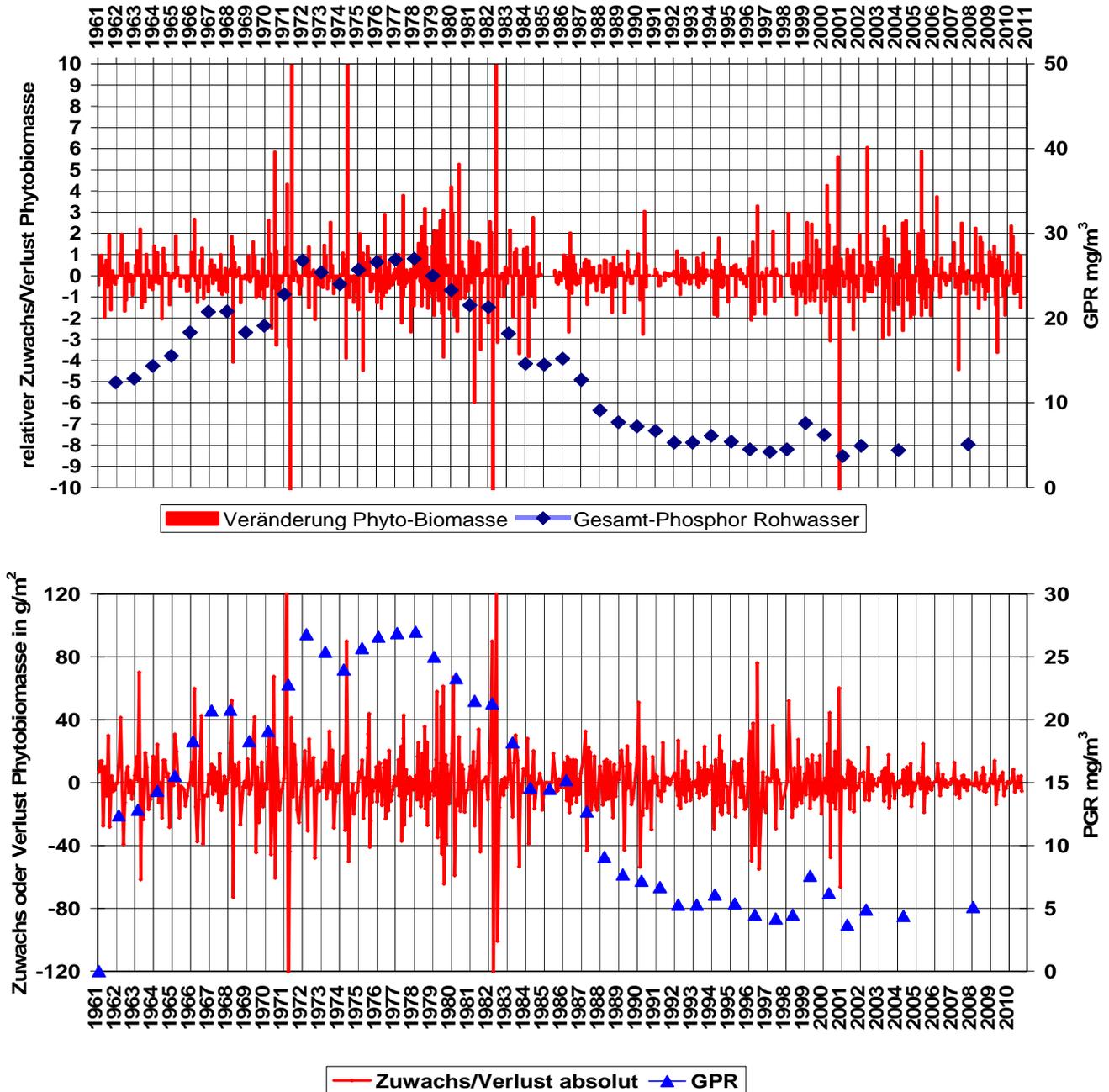


Abb. 23 a, b Veränderung der Phytoplanktonbiomasse von Probenahme zu Probenahme

absolut in g/m<sup>2</sup> Nassgewicht (unten: b)  
 und relativ als Multiplikator/Divisor (oben: a)  
 und Gesamt-Phosphor-Konzentration in mg/m<sup>3</sup>.

Die Auslenkung ist ein Mass für die Kopplungsstärke von Zoo- und Phytoplankton. Allerdings zeigt die Abb. 23 a auch erhöhte Werte in der oligotrophen Phase, bei der die Kopplungsstärke mit dem Zooplankton gering ist. Für hohe Biomassen sind die relativen Werte aussagekräftiger, da bei einer hohen Biomasse allein durch die fehlerbehaftete Zählung  $\pm 20\%$  Standardabweichung entsteht. In Absolutwerten sind das dann schnell  $20 \text{ g/m}^2$  oder mehr. Bei der Betrachtung der relativen Änderung spielen diese  $20\%$  aber keine Rolle. Bei geringen Individuendichten hingegen wird der relative Zählfehler grösser, analog zu der Bestimmungsgrenze eines chemischen Parameters. Schwankungen der sehr tiefen Phytoplankton-Biomasse erscheinen in der relativen Darstellung (Abb. 23 a) darum überhöht. Die Absolutwerte der letzten 8 Jahre zeigen hingegen minimale Abweichungen an (Abb. 23 b). Die Kapazität des Systems ist sehr schnell erreicht, so dass die Biomasse in Absolutbeträgen kaum schwanken kann. Bezogen auf den Vormonatswert sind aber Erhöhungen oder Erniedrigung der Biomasse innerhalb dieser Kapazität um den Faktor 4 möglich (siehe Abb. 23 oben). Dies zeigt auf, dass das System sehr schnell auf freiwerdende Ressourcen reagiert, da ja alle Planktonorganismen nährstofflimitiert sind und jedes Mikrogramm Nährstoff sofort eingebaut wird.

Dort wo relative und absolute Werte gleichermaßen ausgelenkt werden, ist eine Wechselwirkung mit der Umwelt angezeigt. Wo nur eine der Datenreihen schwankt, sind auch methodische Fehler in Betracht zu ziehen. Neben dem Zooplankton, das eingehend als Verlustfaktor für die Algen diskutiert wurde und für die meisten Verlustspitzen in Abb. 23 verantwortlich ist, sind auch andere Umweltparameter wichtig. Mit der Herbstzirkulation werden die Algen zunächst innerhalb der trophogenen Schicht gemischt und dann zunehmend ins Hypolimnion verfrachtet. Dies ist mit Druckänderungen und Lichtintensitäts-Veränderungen verknüpft. Viele Algen werden durch erzwungene Verlagerung an die Oberfläche oder in die Tiefe geschädigt. An der Oberfläche kann ein Lichtschock (Zuviel Licht und UV-Strahlung) den Stoffwechsel blockieren, in der Tiefe fehlt die Energie für die Photosynthese. Heftige Verluste finden deshalb nicht selten in den Spätherbst-Wintermonaten statt. So lassen sich einige Ausreisser (z.B. im Dezember 2000) durch die Vernichtung der *Planktothrix*-Population erklären. Durch die Einmischung der metalimnischen Schicht in die Oberflächenschicht, erhalten die Schwachlichtformen zu viel Licht und gehen zugrunde. Eine solche Reaktion ist auch auf den abgebildeten Filtern in Abb. 4 zu erkennen. Die am 15. September 1969 klar eingeschichtete Cyanobakterienbiomasse wird am 13. Oktober mit Oberflächenwasser vermischt und ist einen Monat später am 10. November 1969 verschwunden. Oft genügt schon die Druckentlastung aus wenigen Metern, um den Auftrieb zu beschleunigen. An der Oberfläche aufräumende Algen und Cyanobakterien können ihr spezifisches Gewicht nicht so schnell korrigieren und werden dann vom Wind erfasst und ans Ufer getrieben, wo sie eine „Wasserblüte“ bilden und zugrunde gehen. Wenn die Algen ins Tiefenwasser eingemischt werden, können sie noch lange überleben, zumindest, wenn sie mit Zirkulationsströmungen ab und zu wieder in die lichtreichen Oberflächenschichten gelangen. Für die in unseren Zählungen auf 0-20 m aufsummierten Proben sind die Algen aus grösseren Tiefen allerdings nicht enthalten. Im Jahresverlauf macht sich diese Verfrachtung als (plötzlicher) Verlust bemerkbar.

## 7. Diversität und Evenness in Abhängigkeit der Trophie

Der Diversitätsindex (siehe Definition Kapitel Methodik 2.3 und 2.4) ist ein erprobtes Mittel, um die Vielfalt verschiedener Standorte oder verschiedener Zeiten zu vergleichen. Der Index enthält zwei Informationen, die aus dem Indexwert nicht mehr einzeln hervorgehen: Die Zahl der Arten und die Ausgewogenheit. Eine Erhöhung des Diversitätsindex  $H$  kann durch zusätzliche Arten oder bessere Ausgewogenheit der schon vorhandenen Arten zustande kommen. Aus diesem Grunde ist es immer gut, auch die Ausgewogenheit (sog. Evenness; von even gleich) zu berechnen und die Artenvielfalt separat darzustellen. In Abb. 24 sind die langfristigen Trends der Diversität und Evenness ersichtlich.

Der Zusammenhang der Artenvielfalt mit dem P-Gehalt wurde schon in Kapitel 3 erläutert. Die Steigerung des Diversitätsindex nach oben ist beschränkt, die maximal möglichen Indices liegen bei den natürlicherweise auftretenden Artenzahlen bei 5,5, bei theoretisch vollkommener Evenness (d.h. die total vorhandenen Arten müssen alle die gleiche Zelldichte haben). Nimmt die Artenzahl ab und/oder sind die Arten nicht ausgewogen vertreten, sinkt die Diversität. Dominanz einer Art kommt als tiefer  $H_n$ - oder  $H_b$ -Wert zum Ausdruck.

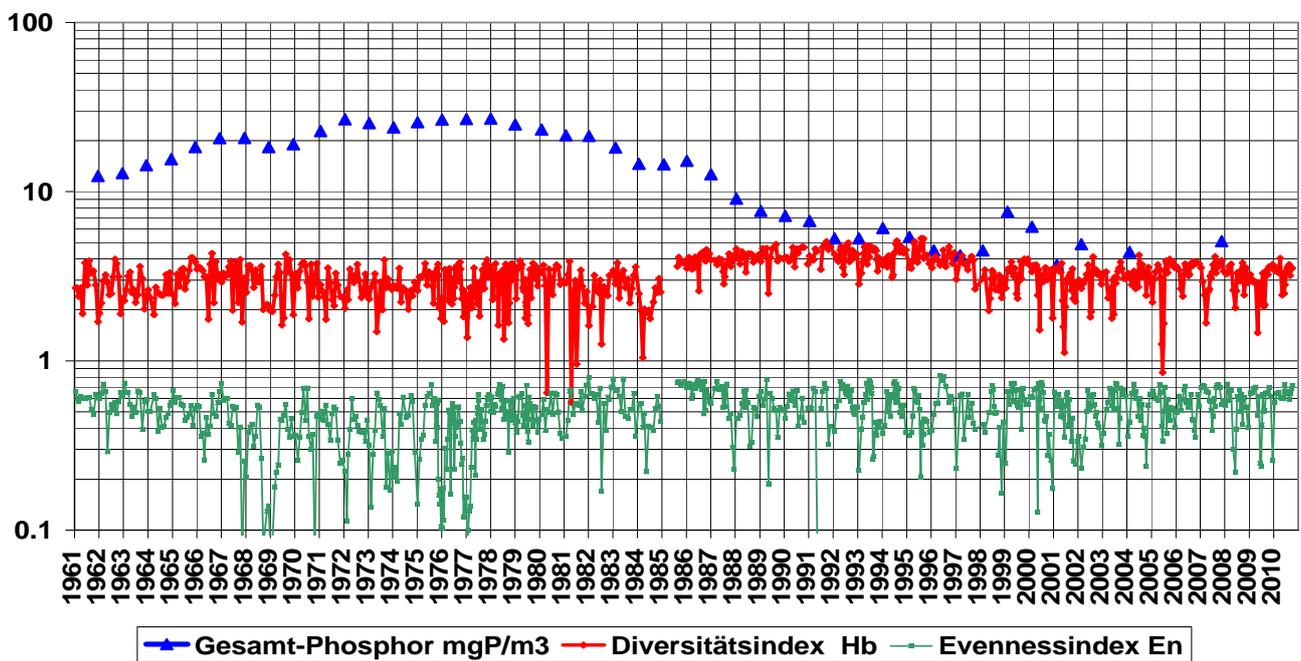


Abb. 24 Diversitätsindex  $H_b$  anhand der Biomasse-Anteile der Phytoplanktonarten gerechnet, Evenness-Index  $E_n$  anhand der Individuendichten der Phytoplanktonarten und Gesamt-Phosphor Konzentration in  $\text{mg P/m}^3$

Sind die dominierenden Arten grossvolumig ist der  $H_b$ -Wert besonders betroffen: Hohe Zellzahl bedeutet geringe Evenness  $E_n$  und grosse Volumina bedeutet hohe Biomasse. Solche Konstellationen gab es z.B. wenn grosse pennate Kieselalgen oder fädige Cyanobakterien dominierten. Normalerweise sind es aber die kleinen Nanoplankter, die hohe Zelldichten erreichen, dann aber wegen ihrer kleinen Biomasse den Diversitätsindex  $H_b$  nicht stark verringern, denn wenige grosse Algen und viele kleine Algen haben dann vergleichbare Biomasse-Anteile, was einen höheren Index ergibt. Der Evenness-Index  $E_n$  hingegen wird dann durch die ungleichen Zelldichten nach unten gezogen.

Während der meso bis eutrophen Situation von 1965 bis 1984 pendelte der Diversitätsindex meist zwischen 2 und 4, der Evenness-Index lag auf tiefem Niveau und wies viele Ausreisser nach unten auf. Diese Ausreisser hatten nicht in jedem Fall auch einen entsprechenden Verlauf beim Diversitätsindex zur Folge. Offenbar waren oft kleinwüchsige Arten dafür verantwortlich. Die Minima der Evenness-Kurve lagen wurde meist in den Monaten Februar bis April gemessen. Es dürfte sich hier um zentrische Diatomeen und Cryptomonaden gehandelt haben, die das erste Algenmaximum im Jahr aufbauen. Ab 1985 waren die Diversitätsindices durchschnittlich um eine Einheit höher, sie lagen jetzt zwischen 3 und 5. Die Diversität blieb rund 15 Jahre lang auf diesem

hohen Niveau und zeigte geringe Fluktuationen. Zu dieser Zeit war auch die numerische Ausgewogenheit besser, allerdings wurden bis heute immer wieder kurzfristige Zusammenbrüche der Evenness beobachtet. Diese lagen aber nicht mehr so oft im Frühjahr sondern eher im Winter oder im Mai-Juli. Die oligotrophen Verhältnisse erlaubten keine Massenvermehrungen von Algen, die schlechte Ausgewogenheit kam eher durch die Spezialisten zustande, die im Winter und während der Einwirkung von Zooplankton überleben konnten. Die Zahl dieser Spezialisten ist beschränkt, was automatisch zu geringerer Ausgewogenheit führt. Aus diesem Grunde waren dann auch die Diversitäts-Indices der letzten 10 Jahre wieder auf tieferem Level mit deutlichen Minima Mitte Jahr. Die Aktuelle Situation ist aber immer noch signifikant besser als in der mesotrophen Vergangenheit.

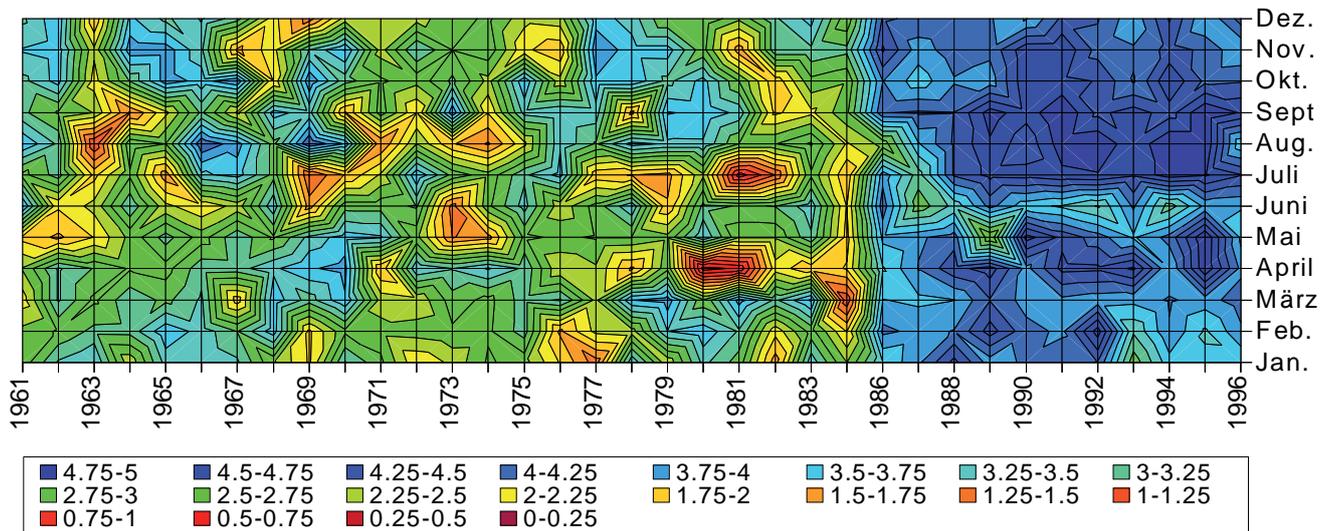


Abb. 25 Isolinien des Diversitätsindex  $H_b$  des Phytoplanktons im Vierwaldstättersee basierend auf den berechneten Volumenanteilen im Jahresverlauf und im Laufe der Jahre. aus Bürgi 1999

Die Diversitätsindices in Abb. 25 wurden bezüglich Zeitachse in Jahresablauf und Lauf der Jahre fein aufgelöst. Daraus ist ersichtlich, dass die Biomassen-Spitzen, welche zu geringen Diversitäten führen meist zwischen März und Oktober auftraten. Die tiefsten Indices wurden Ende der 70er Jahre im April und Juli verzeichnet. Aber auch im Winterhalbjahr gab es zeitweise geringe Diversitäten, wobei hier die geringere Artenvielfalt und kaum Massenentfaltungen bestimmend waren.

Die grosse Veränderung, die nach 1985 auftrat, hat einerseits mit der Einführung der variablen Codierung zu tun, weil dadurch mehr Arten als in den Fixlisten berücksichtigt werden konnten, beruhte andererseits auch auf der schlagartig verringerten P-Zufuhr nach 1984. Wie schon in der Abbildung 24 summarisch ersichtlich hatte die Verbesserung auch mit einer besseren Ausgewogenheit zu tun. Die plötzlich geringeren Nährstoffgehalte limitierten die Biomasse, so dass automatisch eine gedämpfte Entwicklung zustande kam. Der Übergang zu blauen Farbtönen (= höhere Diversität) hat aber nichts zu tun mit einer Artenablösung. Eine solche braucht viel länger.

## 8. Vergleich der Planktonentwicklung in verschiedenen Seebecken

### 8.1 Gersauerbecken

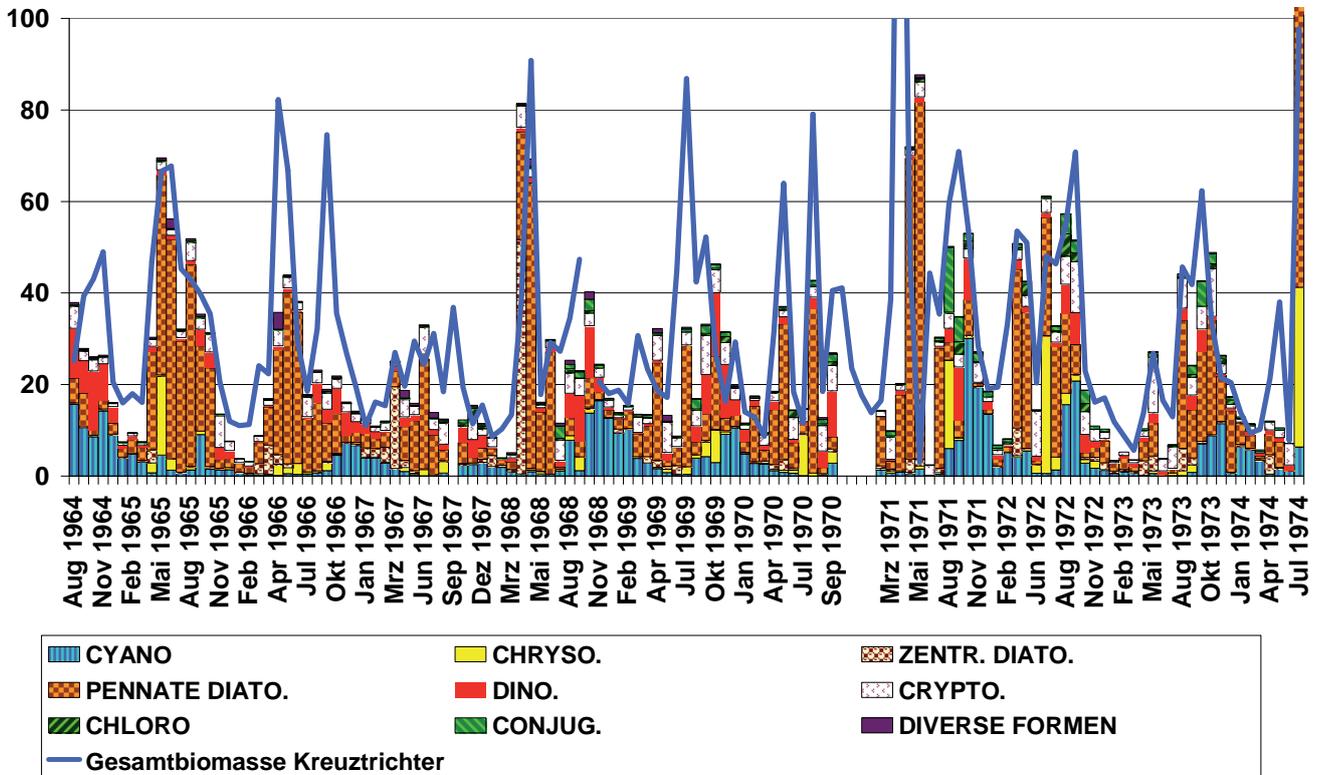


Abb. 26 Phytoplankton-Biomassen im Gersauerbecken aufgeschlüsselt nach systematischen Gruppen im Vergleich mit der Gesamtbioasse im Kreuztrichter in g Nassgewicht /m<sup>2</sup> von 0-20 m .

Der Vergleich der Gesamtbioasse der Stelle Gersau mit derjenigen vom Kreuztrichter ergibt eine durchaus ähnliche Dynamik. Grosse Unterschiede ergeben sich für die Jahre 1966 und 1969/1970. Interessant ist der Einschnitt 1971 im Juni, der in beiden Seebecken total ist. Offensichtlich ist auch im Gersauerbecken das Zooplankton für ein Klarwasserstadium verantwortlich. Ähnliche Einbrüche im Juni finden sich in den Jahren 1968, 1969, 1970, 1972 und 1973. Das Jahr 1967 war in beiden Seebecken kein besonders produktives Jahr und hier fehlen denn auch die markanten Einschnitte im Juni.

Die Gegenüberstellung der Gesamtbioasse beider Stellen zeigt einen signifikanten (Abb. 27) Zusammenhang, allerdings sind gerade die Extremwerte zum Teil gegenläufig. Dies beruht darauf, dass an der einen Stelle das Phytoplankton schon im Klarwasserstadium ist, während im andern Seebecken noch die Frühjahresentfaltung andauert (z.B. Mai/Juni 1971). Dabei muss erwähnt werden, dass die Probenahmen in den verschiedenen Seebecken oft nicht am gleichen Tag stattfanden, da es arbeitstechnisch unmöglich war, mit den vorhandenen Mitteln alle Stellen pro Tag zu beproben. Es waren daher Verschiebungen um einige Tage möglich, was die Jahresdynamik nicht gross beeinflusst. In Zeiten die durch heftige Auf- und Abbauprozesse gekennzeichnet sind, können aber wenige Tage zu Phasenverschiebungen führen. Die unterschiedlichen Bedingungen (Tiefe der Seebecken, Turbulenz, Wind und Sonnenexposition) haben aber auch einen Einfluss auf die Temperatur des Seewassers und die Produktivität des Zoo- und Phytoplanktons. So ist es logisch, dass die Entwicklung im weniger tiefen Kreuztrichter etwas beschleunigt ist. Ein Teil davon lässt sich durch die Beschattung erklären, die im Gersauerbecken länger wirkt als im offenen Kreuztrichter aber auch Temperatur und Nährstoffbedingungen sind im flacheren Seebecken günstiger für die Algen.

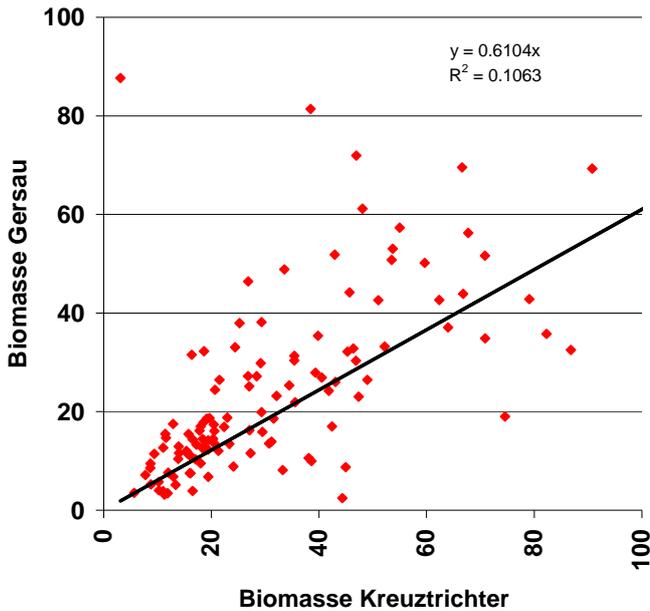


Abb. 27 Vergleich der totalen Phytoplanktonbiomasse der Stellen Gersau und Kreuztrichter. Der Zusammenhang ist trotz einiger Ausreisser signifikant. Die Biomasse von Gersau beträgt im Schnitt 121% derjenigen vom Kreuztrichter. (Mittel aller Werte von 1965 bis 1974), wobei dieses Mittel durch einzelne sehr hohe Werte zustande kommt. Die meisten sehr viel kleineren und mittleren Werte sind im Kreuztrichter eher grösser. Die Steigung der Regressionsgeraden erzwungen durch den Nullpunkt beträgt 0.61

### 8.2 Urnersee

Wie schon zuvor beim Gersauerbecken ist der tiefe Fjord-ähnliche Urnersee durch tiefere Temperaturen und erhöhte Turbulenz (Einfluss der Reuss) gekennzeichnet. Durch die Ausrichtung Süd-Nord hingegen ist die Einstrahlung weniger durch Beschattung der Berge limitiert.

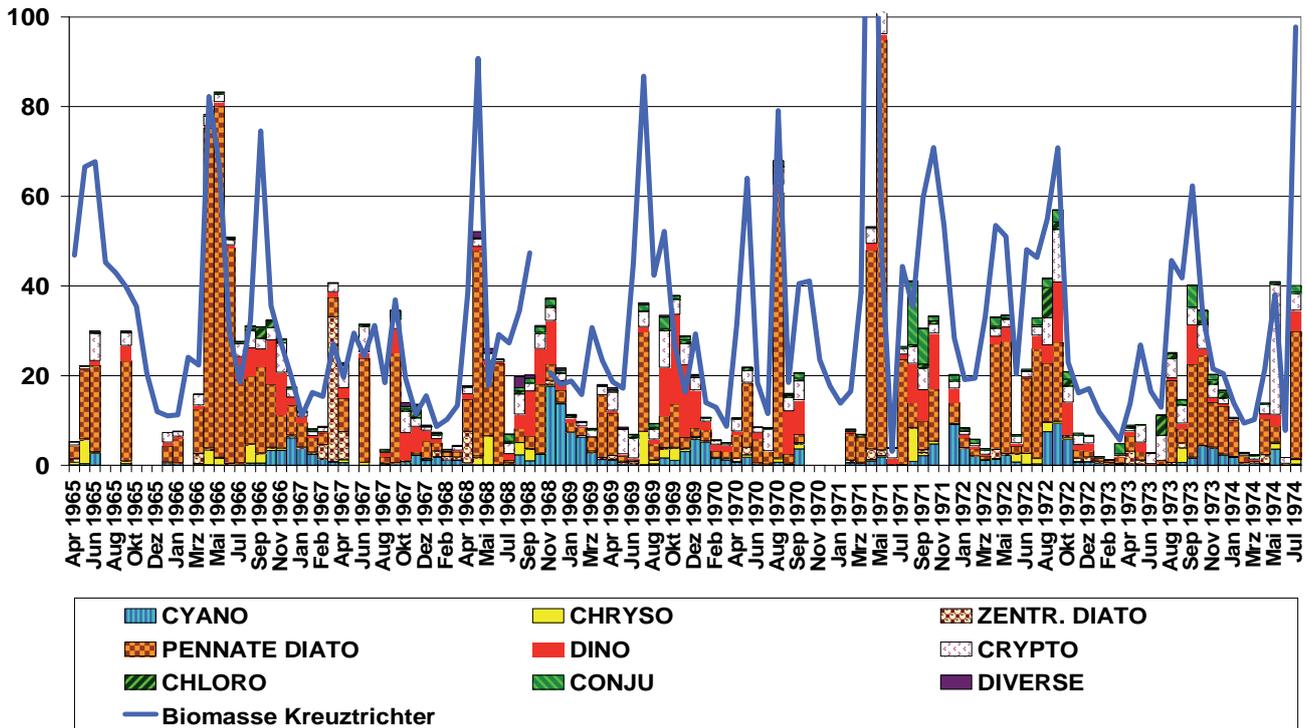


Abb. 28 Phytoplankton-Biomassen im Urnersee aufgeschlüsselt nach systematischen Gruppen im Vergleich mit der Gesamtbiomasse im Kreuztrichter in g Nassegewicht /m<sup>2</sup> von 0-20 m.

Aufgrund des Schwebstoff-Eintrags durch die Reuss ist eine Adsorption der Nährstoffe an Partikel und eine beschleunigte Sedimentation sehr wahrscheinlich. Ambühl (1975) verglich die stöchiometrische Zusammensetzung des Tiefenwassers im Jahresverlauf in den verschiedenen Seebecken und fand klare Unterschiede im Urnersee gegenüber den Becken Kreuztrichter und Gersau. Die durch Auflösung des Planktons verursachte Sau-

erstoffzehrung entsprach dabei nicht dem gefundenen P, weil ein Teil (rund 50%) davon adsorbiert und sedimentiert war.

Abb. 29 Vergleich der totalen Phytoplanktonbiomasse im Urnersee und Kreuztrichter. Die Biomasse von Urnersee beträgt im Schnitt nur 66% derjenigen vom Kreuztrichter. Die Steigung der Regressionsgeraden durch den Nullpunkt beträgt 0.54.

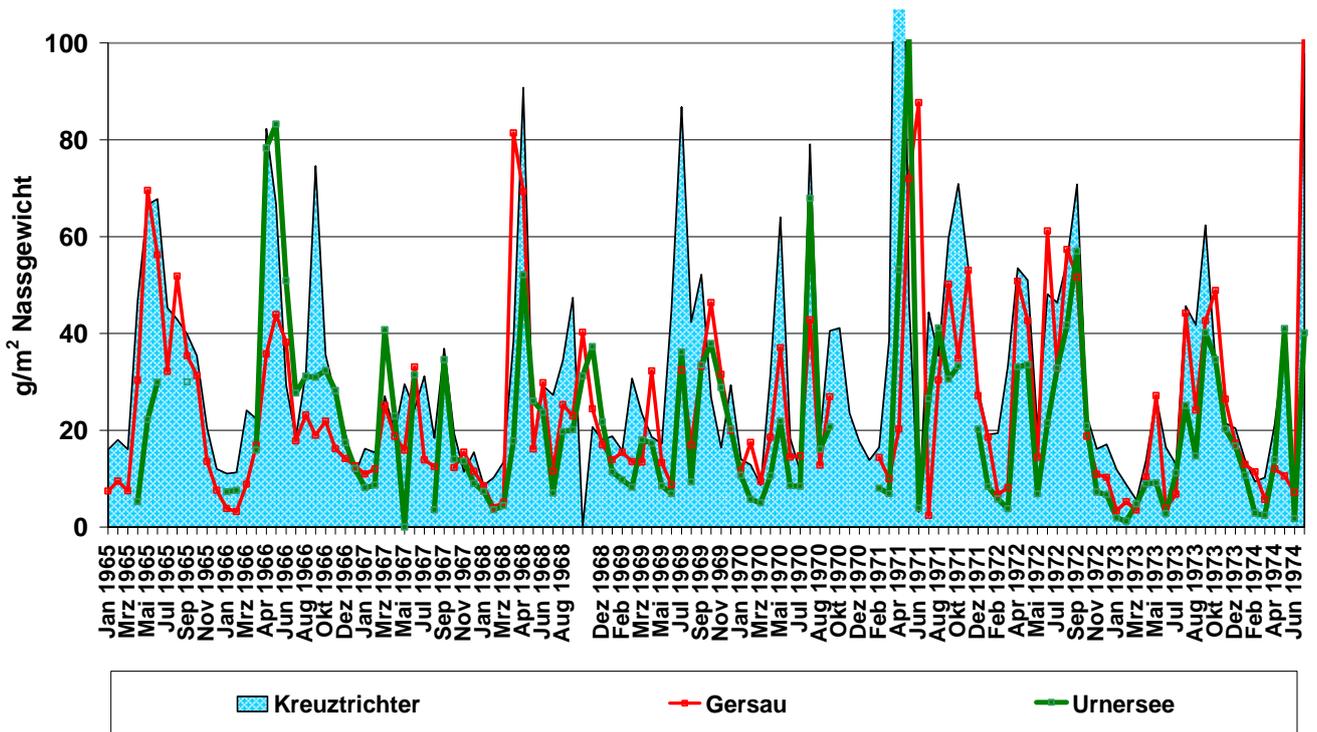
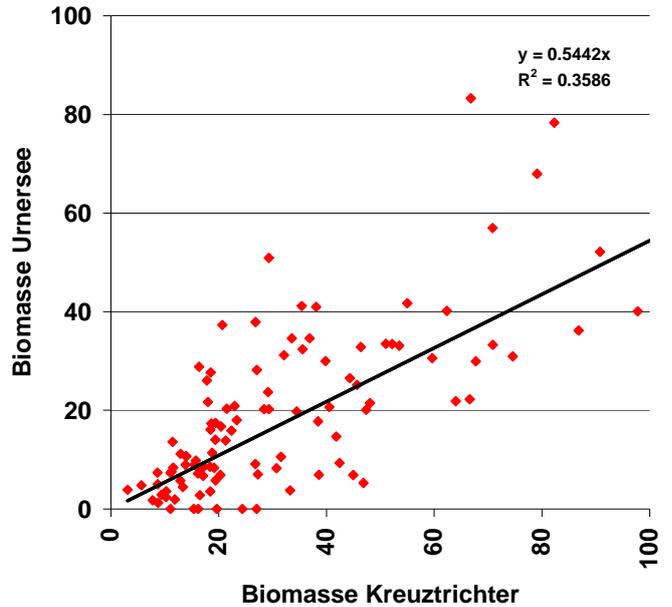


Abb. 30 Vergleich der gesamten Phytoplankton-Biomasse im Kreuztrichter, Gersauerbecken und Urnersee. Die Dynamik stimmt weitgehend überein, hingegen sind die Absolutbeträge verschieden. Die tieferen Becken haben meist tiefere Spitzen als der Kreuztrichter.

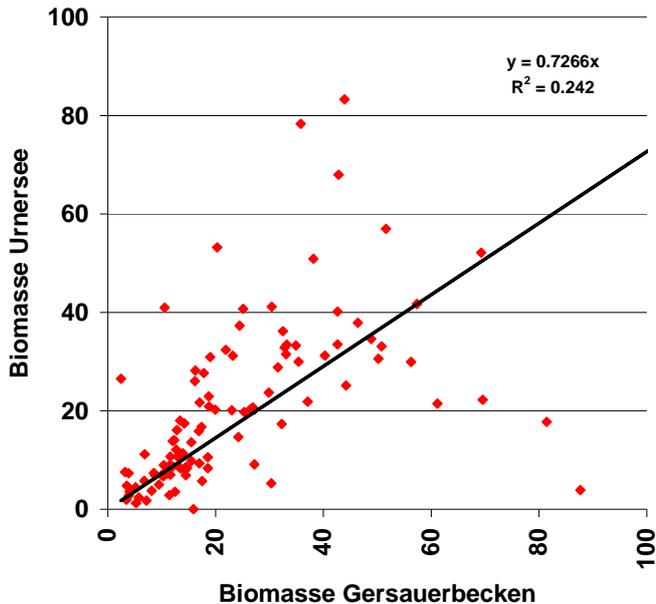


Abb. 31 Vergleich der totalen Phytoplanktonbiomasse im Urnersee und Gersauerbecken. Die maximalen Werte der beiden Stellen zeigen eine Phasenverschiebung. Die Biomasse im Gersauerbecken ist grösser als jene im Urnersee.

Werden anstelle der Gesamtbiomasse einzelne Algenklassen verglichen, nimmt die dynamische Übereinstimmung im Allgemeinen zu, hingegen nimmt die Übereinstimmung der absoluten Biomasse-Gehalte ab. Die grössten Unterschiede ergeben sich bei den **Cyanobakterien** (Abb. 32). Hier überragt die Stelle Kreuztrichter die andern Probenahmestellen markant. Die scharfe Einschichtung der Cyanobakterien ist nur möglich, wenn auch grosse Dichte-Gradienten gegeben sind. Die Entwicklung beginnt im Kreuztrichter auch rund einen Monat früher (im Herbst) und erreicht den Höhepunkt früher. Selbst, wenn der Rückgang der Biomasse heftig vor sich geht, bleibt die Kreuztrichterbiomasse wie eine Umhüllende über den Werten von Gersau und Urnersee. Die Unterschiede zwischen Gersau und Urnersee sind nicht so krass. Die Dynamik ist fast deckungsgleich, die Biomasse-Werte im Urnersee liegen mit wenigen Ausnahmen durchweg etwas tiefer. Die Übereinstimmung zeigt eindrücklich, dass die Seebecken allseitig geimpft sind und sofort ein Wachstumsschub der entsprechenden Arten aufkommt, sobald die Produktionsparameter stimmen.

Bei den **Chrysophyceen** (Abb. 33) beginnt eine schwache Entwicklung jeweils im April und endet im Juli, um dann nochmals einen Spätsommerpeak anzuhängen. Der zweite Peak ist schwächer und kann auch ganz fehlen. Viele Chrysophyceen sind eher kälteliebend und empfindlich gegen Wärme. Im Frühjahr kommen *Mallomonas* Arten und kleine Chrysomonaden vor. Im Sommer und Herbst eher die Kolonien von *Dinobryon* und *Uroglena* oder *Synura*.

Klassisch schön ist die Abfolge der **Diatomeen**: Im Frühjahr entwickeln sich die **zentrischen Formen** (Abb. 34). Wie in einem Kalender über Landpflanzen steigt die Biomasse jeweils im April steil an und erreicht nach kurzer Zeit extreme Spitzen. Der Niedergang der zentrischen Diatomeen (im Juni) geht auf das Konto der herbivoren Crustaceen. Wie in Abb. 7 dokumentiert fällt der Silikatgehalt im Mai/Juni zusammen, es würde aber deshalb im schlechtesten Fall zu einem Wachstumsstillstand kommen. In unseren Abbildungen verschwinden aber die Diatomeen sehr schnell. Als Verlustfaktor für die kleinen Centrales kann wohl kaum die Sedimentation verantwortlich gemacht werden, denn die Sinkgeschwindigkeit der kleinen *Cyclotella*- und *Stephanodiscus*-Arten ist zu gering, um innerhalb eines Monats zu verschwinden. Nach der ausführlichen Diskussion im Kapitel 6 über grössenselektiven grazing liegt es auf der Hand, dass auch dieser Biomasse-Einschnitt das Werk von Daphnien und andern algenfressenden Krebstieren ist.

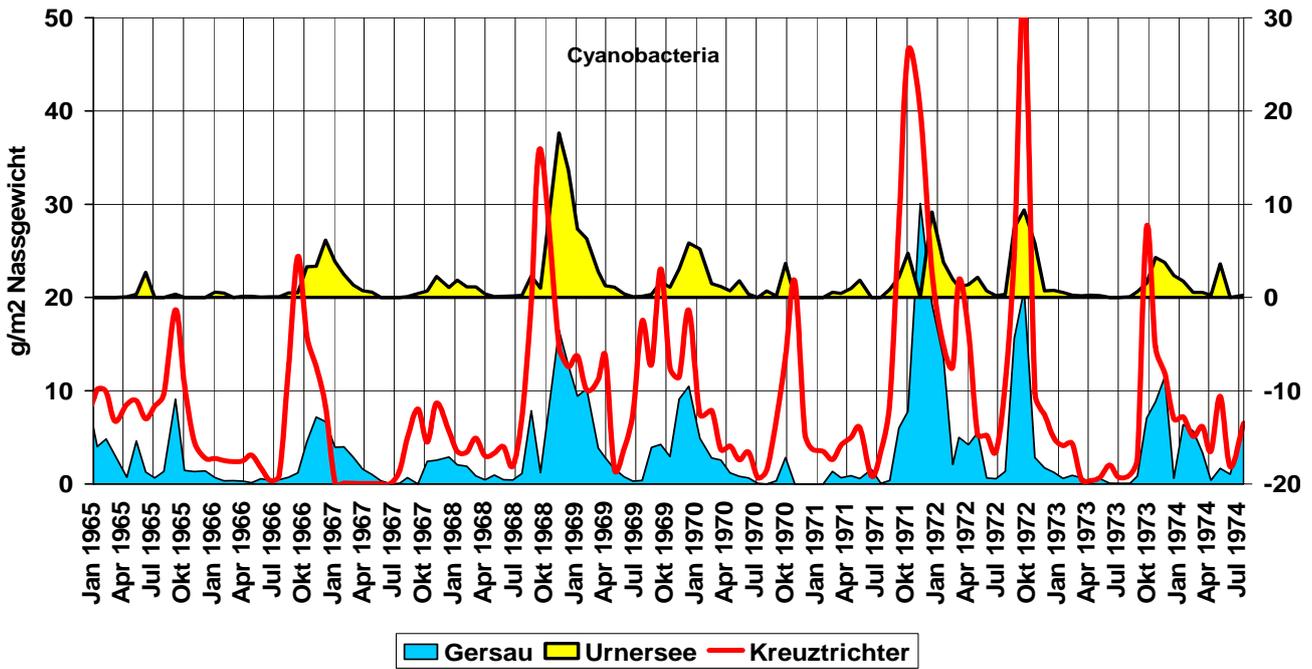


Abb. 32 Vergleich der Cyanobakterienbiomasse der drei Stellen Kreuztrichter, Gersau und Urnersee

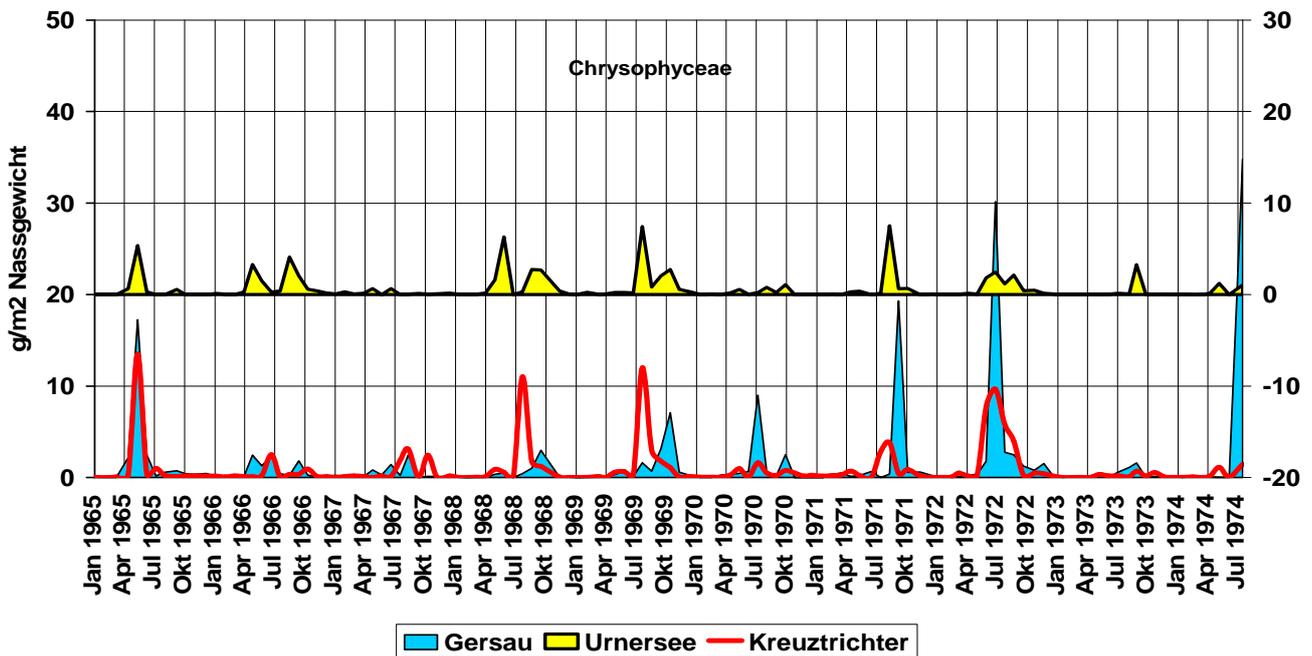


Abb. 33 Vergleich der Chrysophyceen-Biomasse der drei Stellen Kreuztrichter, Gersau und Urnersee

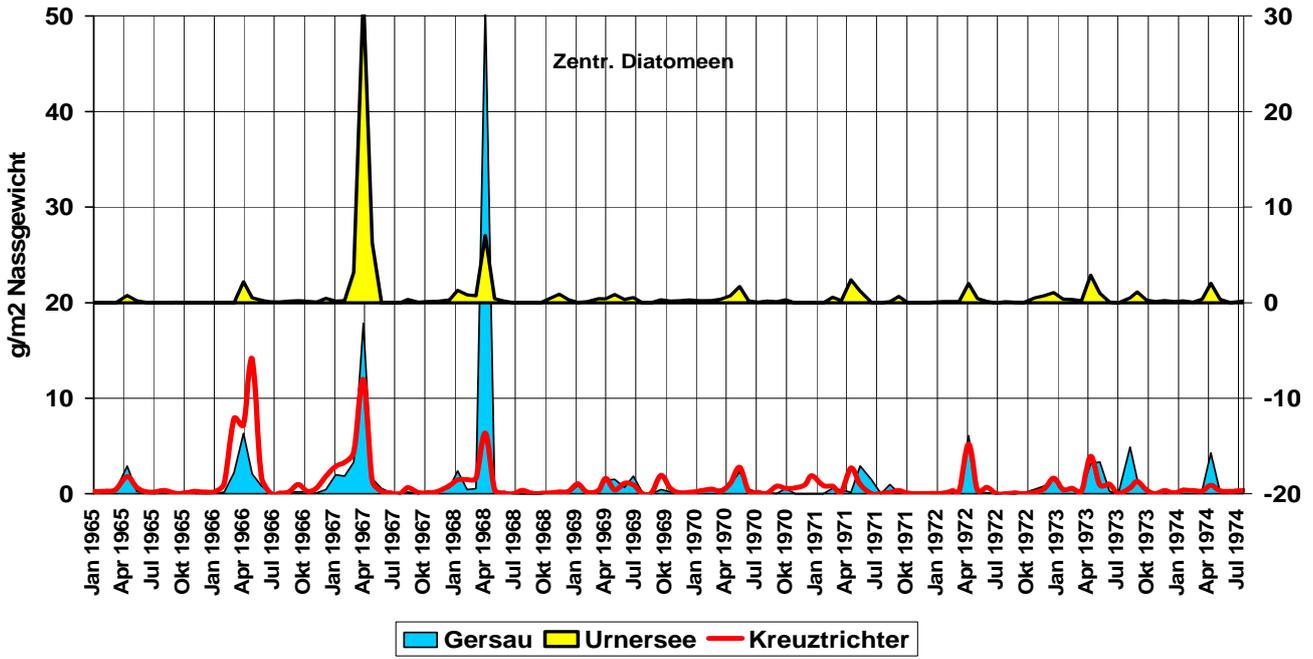


Abb. 34 Vergleich der zentralen Diatomeen-Biomasse der drei Stellen Kreuztrichter, Gersau und Urnersee

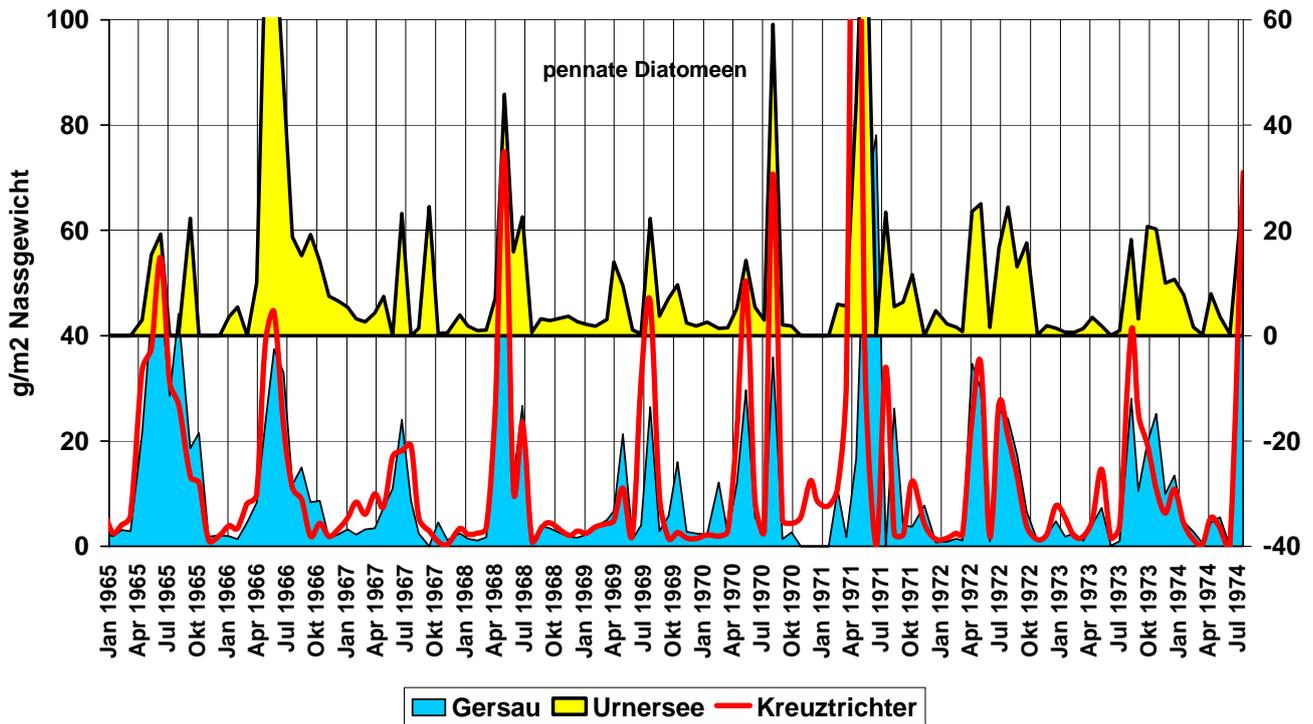


Abb. 35 Vergleich der pennaten Diatomeen-Biomasse der drei Stellen Kreuztrichter, Gersau und Urnersee

Was für die zentrischen Diatomeen bezüglich Sedimentation galt, stimmt bei den **pennaten Diatomeen** umgekehrt nicht (Abb. 35). Diese werden kaum gefressen, dafür sedimentieren sie schnell. Aufbau und Abbau sind langsamer als bei den Centrales. Die zeitliche Verbreitung entspricht einer Glockenkurve mit einer Basis, die mehrere Monate überspannt. Im Juni ist oft eine Eindellung vorhanden, die als „overgrazing“-Effekt interpretiert werden könnte. Vermutlich ist aber primär eine zeitweilige Erschöpfung der Silikatreserven daran schuld. Einzelne pennate Formen werden als Bruchstücke in faecal pellets von Eudiptomus gefunden. Zarte Kieselschalen wie sie *Asterionella* hat, können offensichtlich zerbrochen werden. Die Bruchstücke passen dann gut in den Schlund und können nun sogar bestens verwertet werden, weil keine zähen Zellwände verdaut werden müssen.

Im Vergleich der drei Probestellen sind die tiefen und turbulenten Seebecken günstige Standorte für die Diatomeen. Oftmals überragen nun die Peaks von Gersau und vom Urnersee die Spitzen des Kreuztrichters. Dank erhöhter Turbulenz werden die Zellen immer wieder ins Epilimnion verwirbelt. Sie verlieren damit weniger Biomasse durch Sedimentation. Das Licht dürfte auch tiefer eindringen, weil das Plankton homogener und die Blualgenhorizonte nur schwach ausgebildet sind. Die trophogene Zone reicht vermutlich gegen 20 m tief, während sie in dieser Periode im Kreuztrichter rund 12-15 m tief reicht (Horizonte der *Planktothrix* befinden sich nur wenig unter 10 m).

Die zwei Flagellaten-Gruppen *Dinophyceae* und *Cryptophyceae* in Abb. 36, 37 zeigen ein divergierendes Verhalten. **Panzerflagellaten (*Dinophyceae*)** haben ein definiertes Zeitfenster, in welchem sie zuverlässig mit ähnlich hohen Biomassen regelmässig erscheinen. Als typische K-Strategen sind sie in den tieferen Becken Gersau und Urnersee häufiger als im Kreuztrichter. Im Frühjahr kann eine Blüte von *Peridinium* und *Gymnodinium* auftreten. Im Herbst sind insbesondere *Ceratium* gut vertreten. Einige der Dinoflagellaten, wie auch der Schlundflagellaten sind farblos und deshalb auf animalische Ernährung angewiesen. Sie können andere Algen oder Bakterien fressen.

Für die Startbedingung ist das Keimen von Dauerstadien mitverantwortlich. Dies erklärt auch die Periodizität, denn die Reize, die zum Wecken der Zysten führen, sind oft chemisch/ physikalischer Natur und dadurch streng rhythmisch. Die meisten Dinoflagellaten sind zu gross für filtrierende Crustaceen. Einzig spezialisierte Rotatorien und die Jugendstadien der räuberischen Kleinkrebse verwerten die mit Zellulose-Platten geschützten Panzerflagellaten.

Im Gegensatz zu den Dinoflagellaten können die **Schlundflagellaten (*Cryptophyceen*)** als typische r-Strategen sehr schnell günstige Wachstumsphase nutzen und schnell hohe Biomassen aufbauen (Abb. 37). Sie verschwinden aber auch wieder sehr schnell, weil sie nicht langlebig sind und mit Vorliebe gefressen werden. Die Zellen sind allgegenwärtig in allen Seebecken permanent vorhanden. Die zeitliche Abfolge ist viel hektischer und nur zum Teil koordiniert an den drei Stellen. Häufig findet man im Kreuztrichter kurzfristig eine Spitze, während im Urnersee stabile Zelldichten vorherrschen. Weil die Cryptophyceen in den ersten Monaten des Jahres eine geringe Konkurrenz und günstige Wachstumsbedingungen haben, kommen sie regelmässig im März mit steigenden Biomassen vor. In den tieferen Seebecken mit geringerem Frassdruck können sie auch im Mai/Juni mit höheren Biomassen koexistieren. Im Kreuztrichter wirkt sich die Bilanz aus schnellem Wachstum und grazing oft zum Nachteil der Cryptophyceen aus. Mitunter gibt es auch Ähnlichkeiten der Besiedelung zwischen Kreuztrichter und Urnersee, obwohl das Gersauerbecken dazwischen eine gegenläufige Entwicklung hat. (z.B. 1974). Gemessen an ihrer ökologischen Bedeutung als wichtige Futterorganismen, die wie Lückenbüsser jede Gelegenheit zur exponentiellen Produktion nutzen, erreichen sie kaum grössere Biomasse-Maxima: Die Jahreshöchstwerte übersteigen 10 g/m<sup>2</sup> selten.

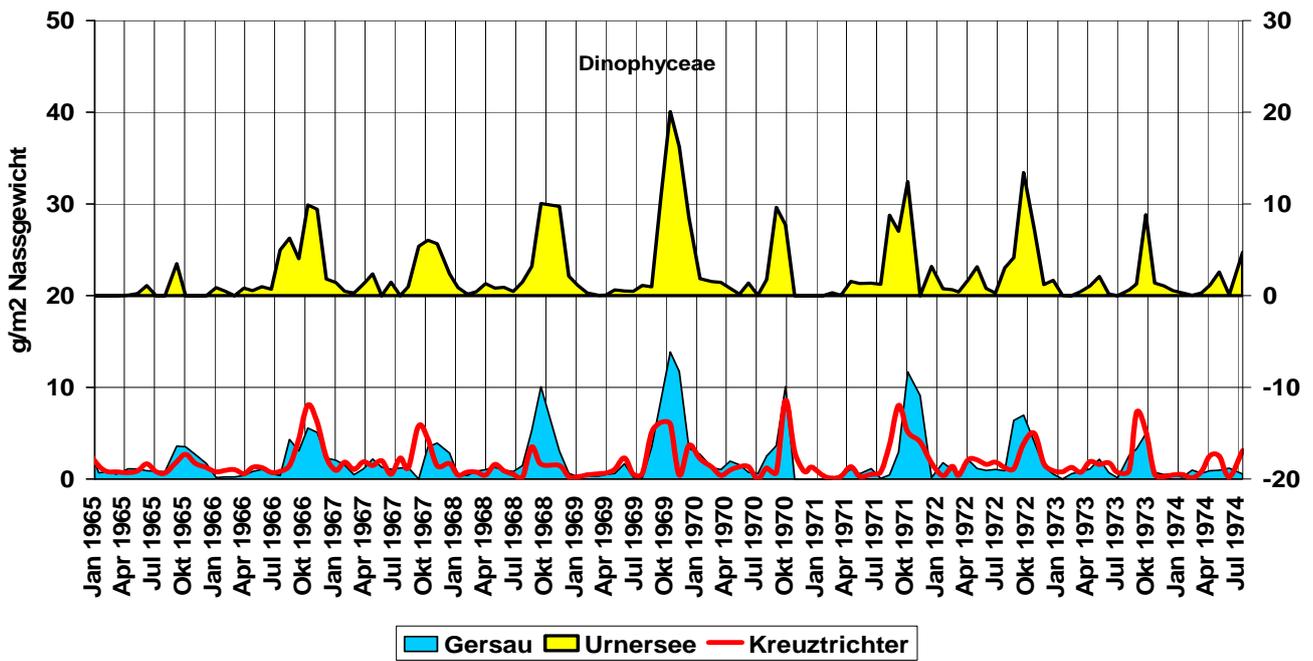


Abb. 36 Vergleich der Panzerflagellaten Biomasse der drei Stellen Kreuztrichter, Gersau und Urnersee

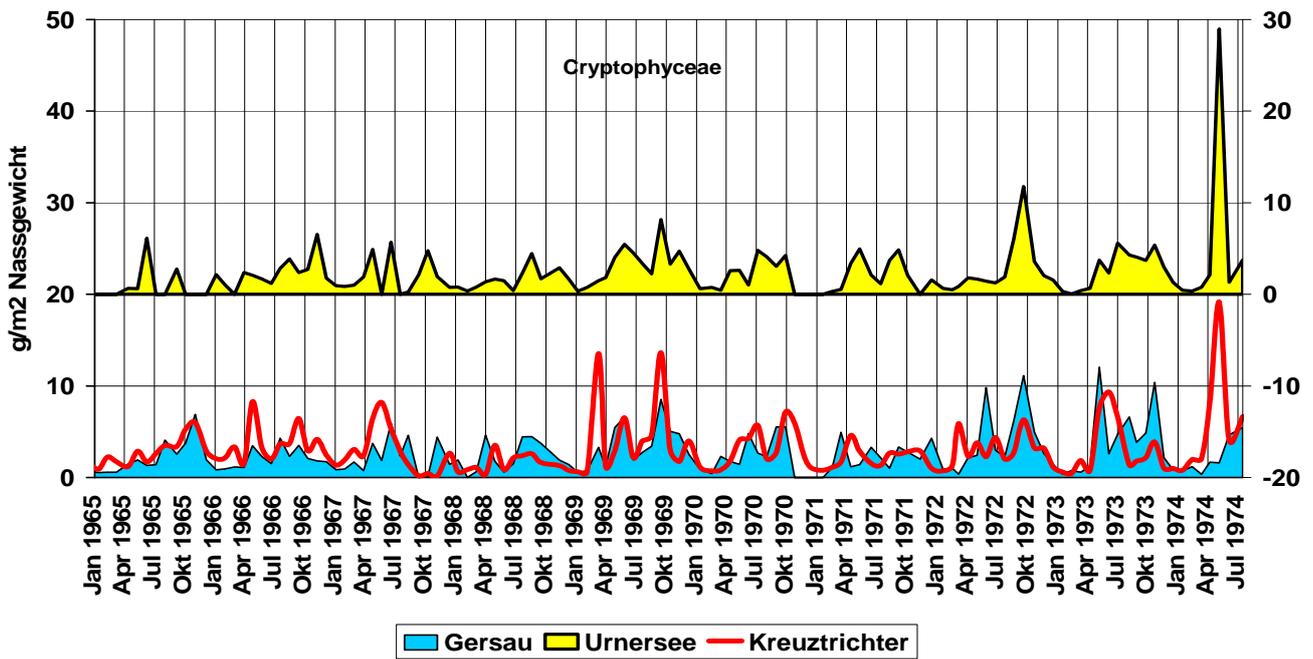


Abb. 37 Vergleich der Schlundflagellaten-Biomasse der drei Stellen Kreuztrichter, Gersau und Urnersee

Chlorophyceen und Konjugaten sind Grünalgen, die auf das volle Lichtspektrum angewiesen sind. Mit ihrem Chlorophyll a und b decken sie den Rot- und Blaubereich des sichtbaren Spektrums ab. Das Grünlicht wird von ihnen nicht genutzt. Sie sind deshalb vielfach Sommerformen, welche die oberen Epilimnionschichten bevorzugen. Allerdings können sich nur die beweglichen *Volvocales* mit ihren Geisseln die Produktionsschicht aussuchen. Die kokkalen Typen bilden oft Kolonien, die auch als Schwebelilien interpretiert werden können.

Die **eigentlichen Grünalgen (Chlorophyceen)** haben einen relativ hohen Nährstoffbedarf, sie gelten daher eher als Eutrophieanzeiger. Im Vergleich (Abb. 38) der Stellen fällt auf, dass die Chlorophyceen im Kreuztrichter viel wichtiger sind, als in den andern Seebecken. Die jahreszeitliche Präsenz (Hochsommer bis Herbst) stimmt mit den Vorlieben überein: Viel Licht, warmes Wasser, genug Nährstoffe. In den tieferen Seebecken ist es kühler und oligotropher. Im Vergleichszeitraum kommen die kokkalen Grünalgen regelmässig im Spätsommer-Herbst vor, die beweglichen Grünalgen (Flagellaten wie *Chlamydomonas*, *Pandorina*) haben ihre Hauptverbreitungszeit im Frühjahr.

Die stets unbegeisselten **Jochalgen** sind mit vielen Arten im dystrophen Medium (Moore) vertreten; sie sind somit Spezialisten, die auch als K-Strategen eingestuft werden können. Im Seenplankton kommen aber auch Desmidiaceen wie *Closterium-Cosmarium* und *Staurastrum*-Arten und die fädige *Mougeotia* vor, die nährstoffliebend sind. In der Abb. 38 zeigen die Jochalgen eine fast perfekte Übereinstimmung im Erscheinungsbild und in der Höhe der Biomasse. 1965 und 1966 sind die Jochalgen nur in Ansätzen verbreitet, im Jahre 1971 (einem sehr warmen niederschlagsarmen Jahr) kommen in allen Seebecken höhere Konjugatenbestände im August-Oktober vor, wobei das Maximum im Kreuztrichter im August, im Gersauerbecken und Urnersee hingegen Anfang September erreicht wird. 1970-1972 waren klimatische Ausnahmejahre, was Weinliebhabern zugute kam, weil das schöne Wetter im Herbst 1970 und 1971 die Qualität der Trauben stark begünstigte. Die milden Winter verhinderten eine komplette Durchmischung des Hypolimnions, im Tiefenwasser sammelte sich der rückgelöste Phosphor bis 1972. Nach einer Depression des P-Gehaltes im Epilimnion der Vorjahre (weniger Zufuhr aus der Tiefe) kam dann eine geballte Ladung und brachte entsprechende Steigerung der Algenbiomasse. Der langfristige P-Verlauf in Schweizer Seen (siehe: Bundesamt für Umwelt BAFU, <http://www.bafu.admin.ch/umwelt/>) zeigt für diesen Zeitraum grosse Schwankungen (z.B. im Baldeggersee um rund 150 mg/m<sup>3</sup> Rückgang mit anschliessender Korrektur um den gleichen Betrag). Auch in späteren Phasen mit milden Wintern (in den 90er Jahren) konnten sich die rezirkulierten Stoffe im Tiefenwasser akkumulieren bis sie wieder schubweise in die trophogene Schicht gelangten. Dies kann Schwankungen des P-Gehaltes und die beachtlichen Biomassewerte zwischen 1987 und 1999 teilweise erklären. Aber auch die Hochwasserphasen, die für Abschwemmung des Oberflächenwassers mitsamt dem Plankton und umgekehrt für Erosion und Eluation im Einzugsgebiet verantwortlich sind, bringen Akzente in die 50-jährige Datenreihe. Vom Brienzensee ist bekannt, dass die Abschwemmung (1999) die labile Bilanz zwischen Zuwachs an Crustaceen und Verlust stören kann. Ein Hochwasser während der Aufbauphase einer Population im Frühjahr verhindert möglicherweise das Aufkommen der Population, während ein gleich starkes Hochwasser im Sommer oder Herbst eine Population nicht mehr stoppen kann, weil in der warmen Jahreszeit der Stoffwechsel beschleunigt ist.

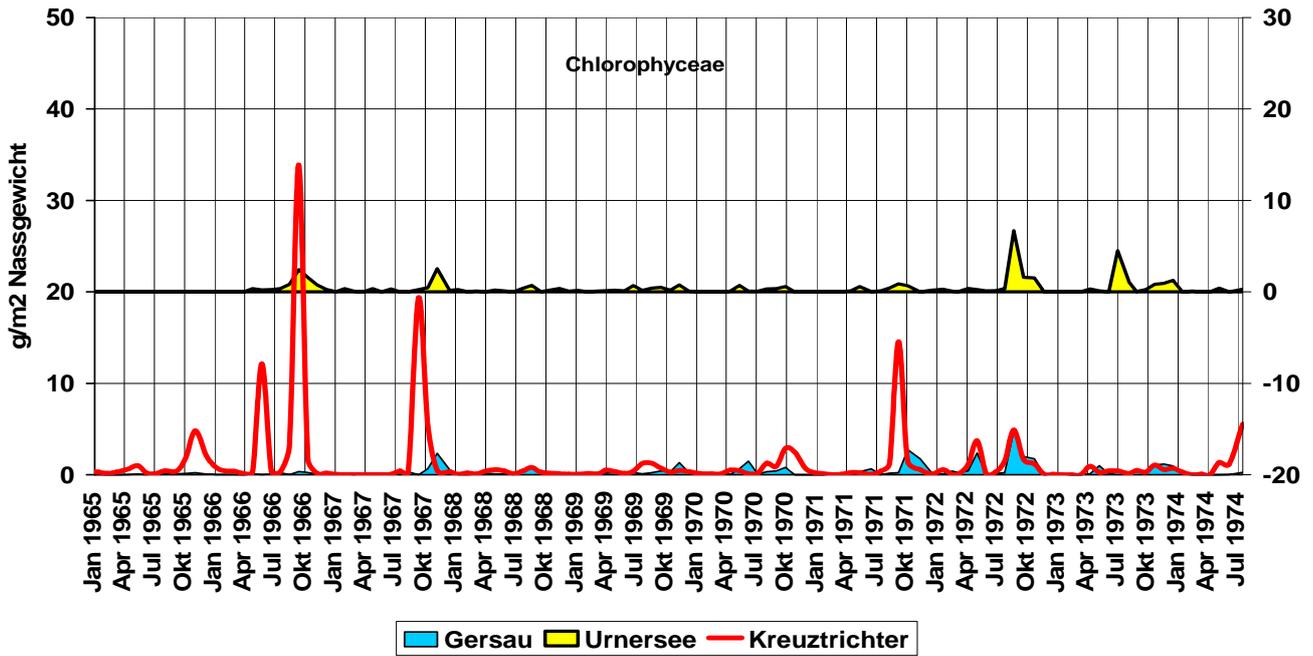


Abb. 38 Vergleich der Grünalgen-Biomasse der drei Stellen Kreuztrichter, Gersau und Urnersee

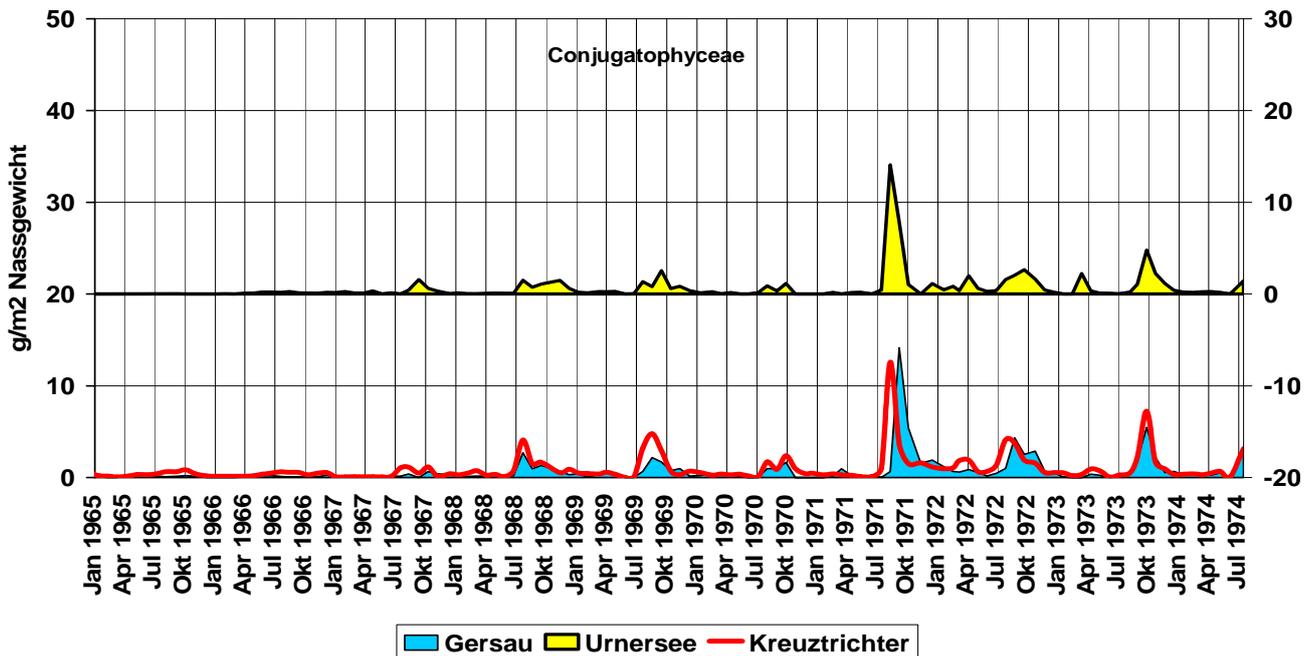


Abb. 39 Vergleich der Jochalgen-Biomasse der drei Stellen Kreuztrichter, Gersau und Urnersee



## 9. Zusammenfassung

---

### Nährstoffentwicklung im See

Der Vierwaldstättersee entwickelte sich in den letzten 50 Jahren von einem oligotrophen See zu einem mesotrophen bis schwach eutrophen Gewässer und anschliessend wieder zum oligotrophen See zurück. Gemessen an der Eutrophierungsgeschichte anderer Schweizer Seen waren die Veränderungen der Nährstoffgehalte gering. Als tiefer Alpenrandsee mit wenig belastenden Betrieben und geringer Bevölkerung im Einzugsgebiet hatte er von Beginn weg gute Chancen, den Kampf gegen die Eutrophierung zu gewinnen. Dank konsequenter Fernhaltung (P-Verbot in Textilwaschmitteln) und P-Fällung in den Kläranlagen ist die heutige Situation besser als vor 50 Jahren.

### Beziehung Nährstoffe vs Plankton

Die Stoffumsätze im See werden durch die Planktonorganismen bestimmt. Zusätzliche Nährstoffe erhöhen die Potenz der Produktion. Ob es aber auch zu einer Steigerung kommt, hängt davon ab, ob die Nährstoffe die Produktion begrenzen oder ob physikalische Prozesse (Lichtabsorption und Temperatur etc.) wichtiger sind. Während viele hocheutrophe Seen auf die Nährstoffentlastung lange Zeit kaum reagierten – weil die Nährstoffe immer noch im Übermass vorhanden waren – schlug jede Veränderung der Nährstoff-Konzentrationen im Vierwaldstättersee auf das Plankton durch. Allerdings war die Reaktion nicht linear. Die Kurve des Planktons (als flächenbezogene Biomasse von 0-20 m) folgte nicht einfach der P-Entwicklung. Dies wohl deshalb, weil die Nährstoffe je nach Zusammensetzung der trophischen Struktur mehrfach im Epilimnion rezirkuliert werden.

### Algen als Futter für Zooplankton

Das herbivore Zooplankton (umfasst die filtrierenden Cladoceren und viele Stadien der Copepoden und die meisten Protozoen, Rotatorien) verändert das Phytoplankton grössenselektiv. Nicht alle Algen sind als Futter willkommen. Schlüsselarten (z.B. Planktothrix) oder Schluss-Steinarten (z.B. Räuber) im Nahrungsnetz können das System steuern, fallen sie aus, etabliert sich ein neues Gleichgewicht. Die Vorherrschaft von fädigen Formen, insbesondere der Cyanobakterien (z.B. „Burgunderblutalge“) während Jahrzehnten hemmte die Weitergabe der Energie in der Nahrungskette. Auch die zahlreichen robusten Kieselalgen (z.B. *Tabellaria*) hinderen die Filtrierer an einer effizienten Futteraufnahme.

### Probenahme-Methodik

Aus methodischen Gründen gab es scheinbar paradoxe Resultate: so war ein Anstieg der Biomasse nach Abnahme der P-Konzentration nur schlecht zu erklären. Ein Grund dafür liegt im Umstand, dass aus arbeitstechnischen (eigentlich finanziellen) Gründen die Zahl der aufwendigen Zählungen klein gehalten werden musste. Daher entnahm man Summenproben von 0 bis 20 m Tiefe und verzichtete auf die Auflösung in Einzeltiefen. Wenn als Folge der Nährstoffreduktion weniger Plankton in den Oberflächenschichten produziert wird, gelangt mehr Licht in die nächst tiefere Zone und erlaubt die Nutzung der dortigen Nährstoffreserven. Eine Halbierung des P-Gehaltes und eine Ausweitung der trophogenen Zone von 10 auf 20 m halten sich dann die Waage. Die flächenbezogene Biomasse 0-20 m bleibt so gleich.

Hätte man allerdings eine bessere Auflösung im Tiefenprofil, würde schnell klar, dass die Algen-Konzentration dem Verlauf der Nährstoffe besser folgt. Nur zu Beginn der Untersuchung 1964 bis 1966 trieb man einen zusätzlichen Aufwand und zählte in verschiedenen Seebecken Proben mit einem Tiefenraster von 2.5 bis 5 m bis 20 m, oder 30 m Tiefe und auch noch einzelne Tiefenproben. Solche Informationen sind selten. Diese aufwendige Analytik verdiente es daher auch, separat dargestellt zu werden. Die zahlreichen Kulissengraphen (im Anhang) zeigen klare Unterschiede der Vertikalverteilung in den obersten Wasserschichten. Oftmals sind Formen nur in den obersten 5 m oder dann in einer schmalen Schicht im Metalimnion zu finden. Eine solche Konzentrierung deutet auf selbstbewegliche Algen hin oder auf Formen, welche mithilfe von Schwebehilfen (z.B. Gaseinschlüsse) ihr spezifisches Gewicht regulieren können. Algen mit Übergewicht sedimentieren – je nach Grösse und Form – um Dezimeter bis Meter pro Tag. Sie sind dann über die oberen 20 bis 30 m gleichmässig verteilt.

## Planktodynamik

Zeitlich und örtlich begrenzt gab es im Laufe der Zeit starke Schwankungen der Konzentration. Durch die Reduktion der Proben auf eine Sammelprobe von 0-20 m monatlich ging diese Information verloren und die zeitliche Entwicklung wurde „verschmiert“. In einzelnen Kampagnen konnten allerdings die Zeitintervalle dem planktischen Geschehen angepasst werden. Die Dynamik des Planktons wurde in den 70er Jahren am besten wiedergegeben. Mit wöchentlichen oder halbmonatlichen Proben während der Hauptvegetationsperiode konnten die Maxima und Minima recht gut aufgelöst werden.

## Räuber-Beute-Beziehung

Insbesondere kamen hier die Räuber-Beute-Relationen zwischen Phyto- und Zooplankton gut zum Ausdruck. Im Winter lieferte eine monatliche Beprobung weiterhin adäquate Resultate, weil die tiefen Temperaturen die Generationsdauer verlängerten und die Lichtverhältnisse keine heftigen Auf- und Abbewegungen der Produktion zuließen. Grössere Zeitintervalle enthalten zwar immer noch die Information der Sukzession (Abfolge) der Arten im Jahresverlauf, sie erlauben aber nur noch eine verfälschte Biomasse-Entwicklung. Wenn man bei einer schnellen zyklischen Abfolge um 14 Tage versetzt Proben nimmt, können dazwischen liegende Maxima und Minima völlig verwischt werden oder sogar ins Gegenteil umkippen.

## Probenahmedichte

Im reoligotrophierten Vierwaldstättersee darf die Proben-dichte heute ohne grosse Informationsverluste auf monatliche Intervalle eingeschränkt werden, weil die Kapazität des Lebensraumes so gering ist, dass es gar keine eigentlichen Spitzen mehr gibt. Auch die Ablösung der Arten ist langsam und Räuber-Beute-Beziehungen kaum mehr zu erkennen.

Eine weitere Einschränkung der Probenahmedichte lässt dann aber die Biomasseentwicklung recht zufällig werden. Mit 6 Proben im Jahr wären noch die Veränderungen der funktionellen und systematischen Relationen zu erkennen und auch die Artenliste wäre ziemlich vollständig, weil jede einzelne Art insgesamt länger im Plankton existieren kann, da sich die Umweltparameter nur gemächlich mit dem Jahresgang ändern. Dies gilt aber nur für oligotrophe Verhältnisse. Sollte sich der See wieder Richtung Eutrophie bewegen, müsste der Probenahme-Rhythmus sofort wieder angepasst werden. Im Gegensatz zu den chemischen Parametern, die mit einem minimalen Aufwand von je einer Probenahme nach der Zirkulation und auf dem Höhepunkt der Stagnation noch sehr viele Information über den See ergeben, wäre eine solche Beprobung des Planktons unsinnig, ja sogar gefährlich, weil die damit erfassten Biozönosen einen falschen Langzeitverlauf vorgaukeln können. Eine Verschiebung der Produktionsspitzen in den Sommer wie sie durchaus möglich ist, wenn kein markantes grazing mehr auftritt, würde mit so einer Beprobung nicht erfasst.

## Artenvielfalt

Der Artenkatalog umfasst heute weniger Arten pro Jahr als in eutropheren Perioden. Da die Arten aber über längere Zeit verharren können, ergeben sich Überschneidungen, welche die Artenzahl pro Probe erhöhen. Die Arten koexistieren besser miteinander, die Potenz zur Verdrängung einer Art durch eine andere ist gesunken, denn jede Art kommt aufgrund der beschränkten Nährstoffgehalte an ihre Grenzen und erreicht gar nie eine dominante Präsenz.

## Problematische Algen

Problematische Algen und Cyanobakterien, die mit ihren Inhaltsstoffen für die weitere Nahrungskette eine Bedrohung darstellen, sind selten geworden. Die einseitige Reduktion des P-Gehalt und die leichte Erhöhung der Nitratgehalte hat die Gefahr einer Wachstums-limitierung durch Stickstoff gebannt. Was passieren kann, wenn der Phosphor eine weitere Produktion zuliesse, diese aber am Stickstoffmangel scheitert, zeigte sich 1984 im Sempachersee. Infolge Stickstofflimitierung setzten sich dort Cyanobakterien mit der Eigenschaft der Stickstoff-Fixierung durch. Sie konnten die Wachstums-limitierung durch Stickstoff umgehen, weil sie den Luftstickstoff umwandeln konnten. Weil die gleichen Arten aber oft auch starke Gifte produzieren können, sind sie eine Gefahr für Mensch und Tier. Im August 1984 verursachten solche Cyanobakterien (im Sempachersee damals *Aphanizomenon*) das grösste Fischsterben der Schweiz. Auch die rote *Planktothrix rubescens* (sog. Bur-gunderblutalge), die im Vierwaldstättersee seit Jahren zum Bestand gehörte, kann Gifte produzieren. Diese sind aber nicht so hoch konzentriert wie bei *Anabaena*-Arten und *Aphanizomenon*. Dank der besseren Durch-

sichtigkeit des Wassers und der gesunkenen Nährstoffzufuhr hat die Form aber ihre bevorzugte ökologische Nische verloren. Sie ist zwar noch nicht verschwunden, aber inzwischen sehr selten geworden. Die Formen, die anteilmässig häufiger sind (z.B. Goldalgen) verleihen wegen ihrer oelhaltigen Reservestoffe dem Wasser einen tranigen Geruch. Dieser Geruch lässt sich bei Dominanz von *Synura* und ähnlichen Goldalgen mit einer Geruchsprobe eines Planktonfangs mit der Nase feststellen (z.B. im Greifensee 2009). In oligotrophen Seen sind die Algen zu selten, um mit der Nase direkt wahrgenommen zu werden, erst die Anreicherung in der Nahrungskette kann diese Duftnote z.B. in Fischen bemerkbar machen.

## Zooplankton

Beim Zooplankton zeigt die Entwicklung auf eine Entkopplung von Phyto- und herbivorem Zooplankton hin. Die aktuell vorhandenen filtrierenden Cladoceren („Wasserflöhe“) sind sparsam und wandern tagsüber in die Tiefe, um die Stoffwechselverluste (im Kühlschrank der Natur) und die Frassverluste durch plankivore Fische zu verringern. Sie drosseln damit automatisch auch die Weitergabe der Energie an die Nachkommen, was unter den heutigen Produktionsbedingungen nachhaltiger ist. Für die früher konkurrenzstarke *Daphnia galeata*, welche auf hohe Produktion und zahlreiche Nachkommenschaft setzte und deshalb in der warmen Zone des Sees blieb und auch Verluste durch Fische wegstecken konnte, geht die Rechnung nicht mehr auf. Der Hunger der Fische hat zugenommen und das Wasser ist durchsichtiger geworden. Die Räuber erkennen ihre Beute auf grössere Distanz. Um diese Verluste auszugleichen fehlt den Daphnien aber die entsprechende Nahrungsgrundlage. In den wenigen Millilitern, die ein Tier pro Tag filtrieren kann, ist kaum soviel Nahrung drin, wie die Aufrechterhaltung der Stoffwechselfunktionen verlangt. Für die Weitergabe an die Nachkommen bleibt nichts übrig.

## 10. Schlussfolgerungen

Der hier vorliegende Bericht über 50 Jahre Plankton-Entwicklung im Vierwaldstättersee basiert neben einem minimalen Gerüst mit monatlichen Summenproben auf vielen zusätzlichen Proben. Im zeitlich-räumlichen Muster ergaben sich bis zu 35 Proben (3 verschiedene Stellen mit bis zu 15 Tiefenstufen) pro Monat. In jeder Probe wurden bis zu 90 verschiedene Arten gezählt. Der Aufwand für die gesamte Analyse war somit riesig. Vergleichbare Datensätze gibt es weltweit von ganz wenigen Seen. Das dichte Datenmaterial erlaubt gesicherte Aussagen über Dynamik und Methodik.

### Methodik: summierende Probenahme

Das lebende Phytoplankton produziert nur in der euphotischen Tiefe (= Tiefe bis zu der die Lichtenergie für die Photosynthese ausreicht). Diese Tiefe schwankt von ca. 10 m bis 20 m. Für Vergleichsmessungen ist es daher von Vorteil, immer eine genügend dicke Schicht (in unserem Fall 0-20 m für Phytoplankton) mit summierenden Schöpfnern zu beproben.

Die partiell vorhandenen Zooplanktonfänge aus den 60er und frühen 70er Jahren konnten für den vorliegenden Bericht nicht verwendet werden, weil sie auf unterschiedlicher Netzgeometrie beruhten, die gegenüber unseren Zwillingsnetzen nur einen Bruchteil der Individuen aufsammelten. Es genügt daher nicht, irgendein Planktonnetz, das im Handel erhältlich ist, zu verwenden. Unsere Kippnetzgarnitur ergab bei einem methodischen Probenahme-Vergleich (mündliche Mitteilung B. Stich, LFU, 2010) mit andern Geräten die beste Fangquote und entsprach den Volumengeräten, die ohne Verlust sammelten.

Neue Techniken mit computergestützter Bilderkennung müssen mit mikroskopischen Analysen durch Fachkräfte geeicht werden.

### Gemeinsame Datenbasis: Alle Werte pro Seeoberfläche

Die Biomasse-Konzentrationen schwanken im vertikalen Verlauf beträchtlich. Einzelne Plankton-Arten können sich gezielt einschichten, wiederum andere wandern auf und ab, gesteuert durch die Lichtänderung im Tageslauf. Ein Grossteil des Phytoplanktons schwebt passiv und sedimentiert langsam in die Tiefe. Die Berechnung der Biomasse pro Volumen (z.B.  $\text{g}/\text{m}^3$ ) für Einzeltiefen ist daher der falsche Ansatz, weil diese Daten nur für kurze Zeit gelten. Wie in der Landwirtschaft kann man auch im See die Flächenbelastung mit Nährstoffen und die flächenbezogene Produktion, bzw. die unter einer Vergleichsfläche (z.B.  $1 \text{ m}^2$ ) lebenden Biomasse des Planktons vergleichen. In der lichtlosen Tiefe geht das pflanzliche Plankton zugrunde.

### Räumlich-zeitliches Probenmuster: zentrale tiefe Stellen monatlich beproben

Für das Routine-Monitoring, bei dem es darum geht, mit einem minimalen Aufwand eine optimale Aussage zu erhalten, kann auf die Bestimmung der Biomasse in Einzeltiefen verzichtet werden, zumal diese Punktmessungen die Gefahr der falschen Gewichtung beinhalten. Für wissenschaftliche Detailfragen kann es allerdings nötig sein, die vertikale Verteilung im Tagesverlauf zu kennen. Da das Zooplankton bei seiner täglichen vertikalen Wanderung durchaus 50 bis 70 m tief taucht, muss die ganze Wassersäule mit quantitativen Netzen beprobt werden. Der Vergleich der Seebecken zeigt, dass die räumlich-zeitliche Dynamik mit monatlichen Proben gut abgebildet wird und über grosse Distanzen übereinstimmt. Hingegen sind die Absolut-Werte der Biomasse und die Anteile der Planktongruppen verschieden. Oft ist es aber nur ein Monatswert pro Jahr, der die Peaks erkennen lässt. Würde man die Probenzahl halbieren, würde man oft genau diesen Peak verpassen. Da oligotrophe Seen (der Vierwaldstättersee gehört nun hier dazu) eine gedämpfte Entwicklung aufweisen, können von November bis März auch etwas längere Intervalle gewählt werden. Da die Generationszeit von 1-2 Tagen (Algen), bzw. Wochen bis Monate (Zooplankton) schwankt, ist es klar, dass man mit einem monatlichen Probenintervall viele Details nicht mehr auflösen kann. Für schnellwüchsige Arten (oft die problematischen Sorten) käme eine monatliche Probenahme im See einer Volkszählung bei Menschen (mit 20 Jahren Generationszeit) gleich, die nur alle 400 Jahre stattfindet. Wollte man eine zeitliche Auflösung analog zu den Volkszählungen, wie sie in der Schweiz üblich sind, müsste man das Phytoplankton täglich beproben. Es versteht sich von selbst, dass ein solcher Aufwand nur für ganz spezielle wissenschaftliche Fragestellungen für eine eng limitierte Phase möglich ist.

## Verhalten des Vierwaldstättersees gegenüber Störungen: Resilienz

Die grosse Wassermasse des Sees puffert die chemisch-physikalischen Prozesse und stabilisiert dadurch auch die Biologie. Der Vierwaldstättersee verhält sich resilient, d.h. nach einer störungsbedingten Auslenkung, kehrt der See wieder zu seinem ursprünglichen Verhalten zurück. Er reagiert schnell auf Nährstoffzufuhr und leicht verzögert auf die Abnahme der Nährstoffe (Histerese). Dieses Nachhinken kommt dadurch zustande, dass die Reaktion immer von den aktuell vorhandenen Planktonarten ausgeht und diese sind eigentlich das Resultat einer Reaktion auf vergangene Umweltparameter. Während dieser Auslenkung bleiben die wichtigen Kreisläufe und Stoffwechselprozesse intakt und laufen sinnvoll ab, ohne dass der See zu einem andern System wird. Dies gilt allerdings nur für die heutige Situation mit schwach besiedeltem Einzugsgebiet. Bei einer hypothetischen massiven Nährstoffzufuhr könnten sich sofort neue Arten mittels Konkurrenzausschluss durchsetzen. Im umgekehrten Fall wird beim Entzug der Wachstumsbasis (Nährstofflimitierung im schwach gedüngten See) auch die Potenz für eine schnelle Anpassung reduziert. Analog zu einer Fettwiese, die nicht mehr gedüngt wird, braucht es dann viel Zeit bis sich die Arten der Magerwiese durchsetzen.

## Zustand des Vierwaldstättersees im langfristigen Vergleich: gesund ohne Magersucht

Die ersten Analysen der Pioniere der Limnologie liegen mehr als 100 Jahre zurück. Unsere Datenserie wurde gestartet, als man gesicherte Hinweise hatte, dass sich der See veränderte und trüber wurde. Obwohl die heutige Situation besser ist als jene vor 50 Jahren, sind wir noch weit entfernt vom Zustand wie er vor Hunderten von Jahren war. Die Seesedimente als Geschichtsbuch sprechen da eine klare Sprache. Bei der Forel-Ule-Farbskala lag der See noch vor 100 Jahren im tiefblauen Bereich, wie wir ihn vom Mittelmeer (weit entfernt vom Ufer) kennen. Die Sedimente (Seekreide) waren hellgrau.

Die spärlichen Planktondaten aus den Anfängen der Limnologie belegen aber auch, dass der See für die Biologie damals eine Wüste darstellte. Die Organismen waren extrem nährstofflimitiert, der Fischertrag gering. Es wurden nur wenige Spezialisten beobachtet. Der heutige Zustand des Sees erfüllt alle Auflagen, die für die Freiwasserzone gelten.

Obwohl die Planktongemeinschaft des Vierwaldstättersees in gutem Zustand ist, gilt das nicht für das gesamte Gewässer. Die Ufer und Bodenzone sind noch nicht naturnah, wie neuere Litoralbewertungen ergaben (Teiber-Siesegger & Bürgi 2009). Handlungsbedarf besteht über weite Strecken am Ufer. Dieses ist oft naturfremd (Verbauungen, Parklandschaft). Die naturnahen Stellen beschränken sich weitgehend auf die Steilufer, wo der urbane Druck gering ist.

## Empfehlung

Anstrengungen müssen somit in die Revitalisierung von Uferzonen gehen. Nicht nur die Revitalisierungsplanung und Revitalisierung der Fliessgewässer, sondern auch der Seeufer sind nun aktiv an zu gehen, gemäss der soeben in Kraft getretenen revidierten Gewässerschutzverordnung von 2011.

Für die langfristige Trendanalyse ist ein reduziertes chemisch-physikalisches Monitoring (2 Untersuchungen pro Jahr) ausreichend. Wegen der Dynamik sollte die Reduktion der Plankton-Proben pro Jahr nicht unter 8-9 fallen, sonst verpasst man die Entwicklungsphasen der Algen.

## 11. Literatur

---

- Adam, F. und A. Birrer (1937) Eine Wasseruntersuchung im Vierwaldstättersee. Mitteilungen aus dem Gebiet Lebensmitteluntersuchung und Hygiene **28**, Heft 1/2
- Amberg, B. (1904): Limnologische Untersuchungen des Vierwaldstättersees. Physikalischer Teil. I. Abteilung: Optische und thermische Untersuchungen des Vierwaldstättersees. – IV. & V. Heft (Festschrift zur Jubiläumsfeier des 50jährigen Bestehens der NGL), 1-144
- Ambühl, H. (1969) Die neueste Entwicklung des Vierwaldstättersees. Verh. Internat. Verein. Limnol. **17**, 219-230.
- Ambühl, H. (1975) Versuch der Quantifizierung der Beeinflussung des Ökosystem durch chemische Faktoren: Stehende Gewässer. Schweiz. Z. Hydrol. **37**(1), 35-52
- Arnet, X. (1898) Die Durchsichtigkeit des Wassers, die Temperatur der Wasseroberfläche und einzelne Bestimmungen der Farbe des Seewassers im Luzerner Becken des Vierwaldstättersees in den Jahren 1894-1897. Mitt. Naturf. Ges. Luzern, Heft 2
- Asper, G., (1886) Eine neue Zusammensetzung der pelagischen Organismenwelt. Zool. An. b. 9
- Bachmann, H. (1911) Das Phytoplankton des Süsswassers mit besonderer Berücksichtigung des Vierwaldstättersees. Mitt. Naturf. Ges. Luzern, Heft 6
- Bachmann, H. (1923) Charakterisierung der Planktonvegetation des Vierwaldstättersees mittels Netzfängen und Zentrifugenproben. Verh. Naturf. Ges. Basel **35** 148-167
- Birrer, A. (1931) Die Rotatorienfauna des Vierwaldstättersees und ihre Ökologie. Mitt. Naturf. Ges. Luzern, Heft 11
- Bloesch, J. and H.-R. Bürgi (1989) Changes in phytoplankton and zooplankton biomass and composition reflected by sedimentation, Limnol & Oceanogr. **34**(6), 1048-1061
- Bloesch, J. (1994) Studie Gewässerschutz im Einzugsgebiet des Vierwaldstättersees: Schlussbericht. EAWAG, Dübendorf
- Bloesch, J. und R. Müller (2001) Monitoring Vierwaldstättersee. Neues Konzept 1998. Früherkennung von Veränderungen im Chemismus des Sees und limnologische Grundlagen für die Erforschung der Fischbiologie. Vertrag zwischen EAWAG und Aufsichtskommission Vierwaldstättersee (AKV)
- Bührer, H. und H. Ambühl (1996) Der Vierwaldstättersee 1961-1992: eine Dokumentation. Schriftenreihe der EAWAG, Nr. 10
- Burckardt, G. (1900) Quantitative Studien über das Zooplankton des Vierwaldstättersees, Mitt. Naturf. Ges. Luzern, Heft 3
- Burckardt, G. (1920) Der Jahrescyclus der planktischen Entomostraken. Nach Beobachtungen im Vierwaldstättersee und in den Aroser Hochgebirgsseen. Basel, Festschrift für Zschokke, Nr. 13
- Bürgi, H.-R. (1983) Eine neue Netzgarnitur mit Kipp-Schliessmechanismus für quantitative Zooplanktonfänge in Seen. Schweiz. Z. Hydrol **45**: 505-507
- Bürgi, H.-R., B. Flückiger und H. Ambühl (1984) Zum Fischsterben im Sempachersee vom 8. August 1984: Die Rolle des Phytoplanktons, Jahresbericht EAWAG
- Bürgi, H.-R. (1999) Langzeituntersuchungen im Vierwaldstättersee. Schweiz. Ver. Gas- und Wasserfach SVGW **34**-43
- Bürgi, H.-R. und P. Bossard (2002) Veränderung der Biodiversität und Ausgewogenheit des Planktons in Schweizer Seen in den letzten Jahrzehnten. Jahresbericht EAWAG, Leitartikel
- Connell, J. H. (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science **199**:1302-1310

- Forel, F.-A. (1885) La Faune profonde des lacs suisses. Nouveaux mémoires de la société helvétique des sciences naturelles. Vol 29
- Forel, F.-A. (1892 – 1902) Le Léman. Monographie limnologique, Lausanne
- Forel, F.-A. (1896) Carte hydrographique du Lac des quatre Cantons. Etude de géographie physique. Arch. des Sciences phys. et nat. 3
- Forel, F.-A. (1901) Handbuch der Seenkunde, Allgemeine Limnologie“
- Gause, G. F., O. Nastukowa and W. Alpatow (1934) The influence of biologically conditioned media on the growth of a mixed population of *Paramecium caudatum* and *P. aurelia*. Journal of Animal Ecology 3: 222-230
- Gulati, R. D. and E. Van Donk (1989) Biomanipulation in the Netherlands: Applications in fresh-water ecosystems and estuarine waters – an introduction. Hydrobiol. Bull. 23, 1-4
- Infante, Aida (1973) Untersuchungen über die Ausnutzbarkeit verschiedener Algen durch das Zooplankton. Arch. Hydrobiol. Suppl. 42, 340-405
- Keller, B., P. Spaak und H.-R. Bürgi (2000) Lebende Fossilien im Greifensee. Jahresbericht EAWAG 2000, 40-41
- Lehn, H. (1972) Zur Beziehung Phytoplankton-Phosphat im Bodensee. Arch. Hydrobiol. 70: 556-559
- Lehn, H. (1972) Zur Trophie im Bodensee. Verh. Internat. Verein. Limnol. 18, 467-474
- Lotka, A. J. (1925) Elements of Physical Biology. Williams and Wilkins, Baltimore
- Lund, J. W. G. (1950) Studies on *Asterionella formosa* Hass., J. Ecol. 38, 1-35
- MacArthur, R. and E. O. Wilson (1967) The Theory of Island Biogeography, Princeton University Press, Princeton, NJ
- Rellstab, Ch., H.-R. Bürgi and R. Müller (2004) Population regulation in coregonids: the significance of zooplankton concentration for larval mortality. Ann. Zool. Fennici 41, 281-290
- Schroeder, R. (1969) Ein summierender Wasserschöpfer. Arch. Hydrobiol. 66, 241-243
- Shannon, C. E. and W. Weaver (1949) The mathematical theory of communication. Urbana, Univ. Illinois Press
- Shapiro, J., and D. I. Wright (1984) Lake restoration by biomanipulations, Round Lake, Minnesota – the first two years. In Freshwater Biol. 14: 371-383
- Stadelmann, P. (2007) Vierwaldstättersee. Lebensraum für Pflanzen, Tiere und Menschen. Brunnerverlag, Kriens/Luzern, 336p
- Surbeck, G. (1899) Die Molluskenfauna des Vierwaldstättersees. Revue Suisse de Zoologie, 6
- Teiber-Siessegger, P. und H.-R. Bürgi (2009) Bewertung des Lebensraum Seeufer am Beispiel von Schweizer Alpenrandseen., Local land & soil news 30/31
- Utermöhl, H. (1958) Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. – Mitt. Int. Ver. theor. angew. Limnol. 9:1-38
- Volterra, V. (1931) Leçons sur la Theorie Mathematique de la Lutte pour la Vie. Gauthier Villars, Paris
- Wicki, J. (1977) 25 Jahre Vierwaldstättersee-Untersuchungen. Mitt Naturf. Ges. Luzern 25
- Worthington, E. G. (1931) Vertical movements of fresh-water Macroplankton. Int. Rev. Hydrobiol. 25, 394-436
- Wüest, A. (1987) Ursprung und Grösse von Mischungsprozessen im Hypolimnion natürlicher Seen. Diss.-Nr. 8350, ETH Zürich
- Wüest, A. (2007) Physikalische Prozesse in Seen. in: P. Stadelmann (Hrsg.) Vierwaldstättersee. Lebensraum für Pflanzen, Tiere und Menschen. Brunner Verlag, Kriens/Luzern
- Zschokke, F. (1906) Übersicht über die Tiefenfauna des Vierwaldstättersees. Archiv für Hydrobiologie und Planktonkunde, 2, Heft 1

## 12. Anhang

### 12.1 Probenahme-Technik



Schroeder-Sampler von Züllig

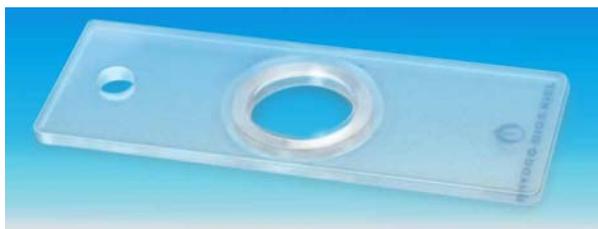


Zwillingskippenetz nach Bürgi

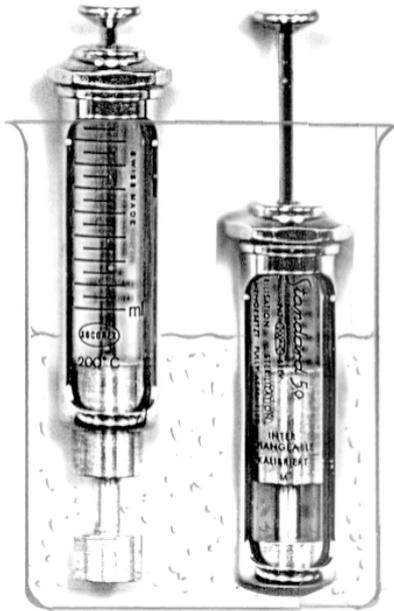
### 12.2 Auszählmethodik für Plankton



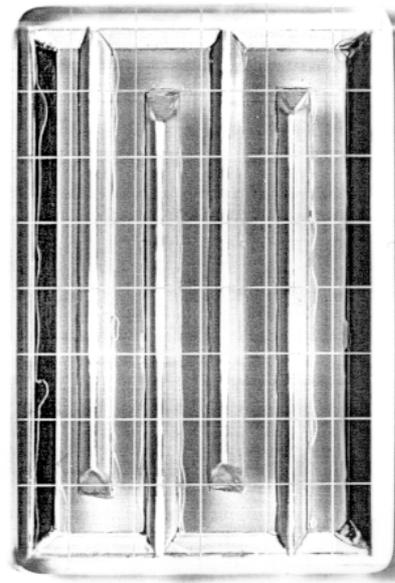
WILD M40 Umkehrmikroskop



Absetzkammer von Hydrobios



Stempelpipetten für Crustaceen-Subsamples



Auszahl-Schale für Crustaceen

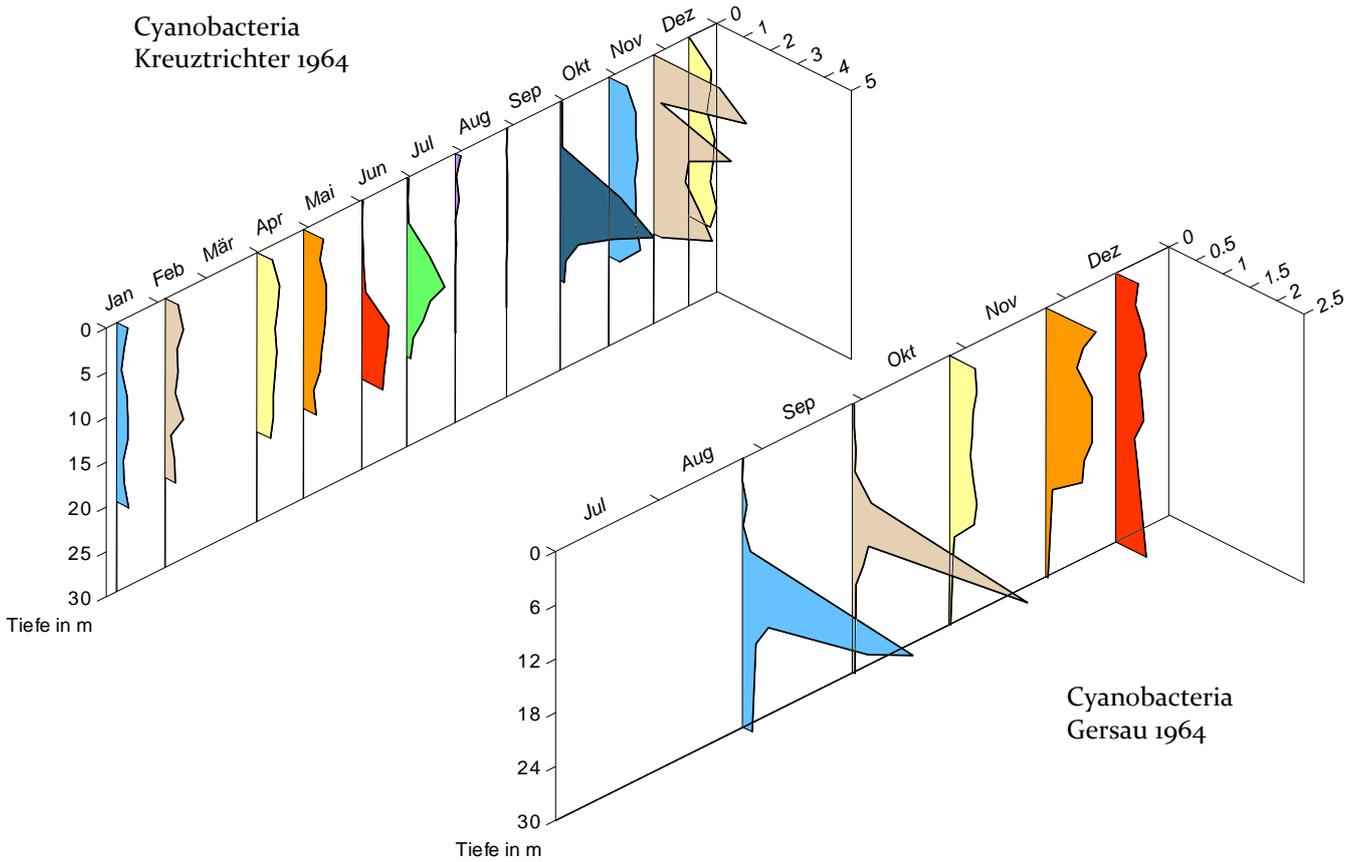
### 12.3 Schichtungsverhalten der Algen an den drei Stellen Kreuztrichter, Gersau und Urnersee anhand von Kulissendarstellungen

Eine limitierte Zahl von Proben wurde aus zahlreichen Einzeltiefen geschöpft und nicht zu Composite-Samples addiert, sondern einzeln gezählt. Dieser Zählaufwand machte sich bezahlt. Die Profile ergeben eine zusätzliche Information über das Schichtungsverhalten der verschiedenen Algenklassen in drei verschiedenen Seebecken (Abb. 40 bis 47).

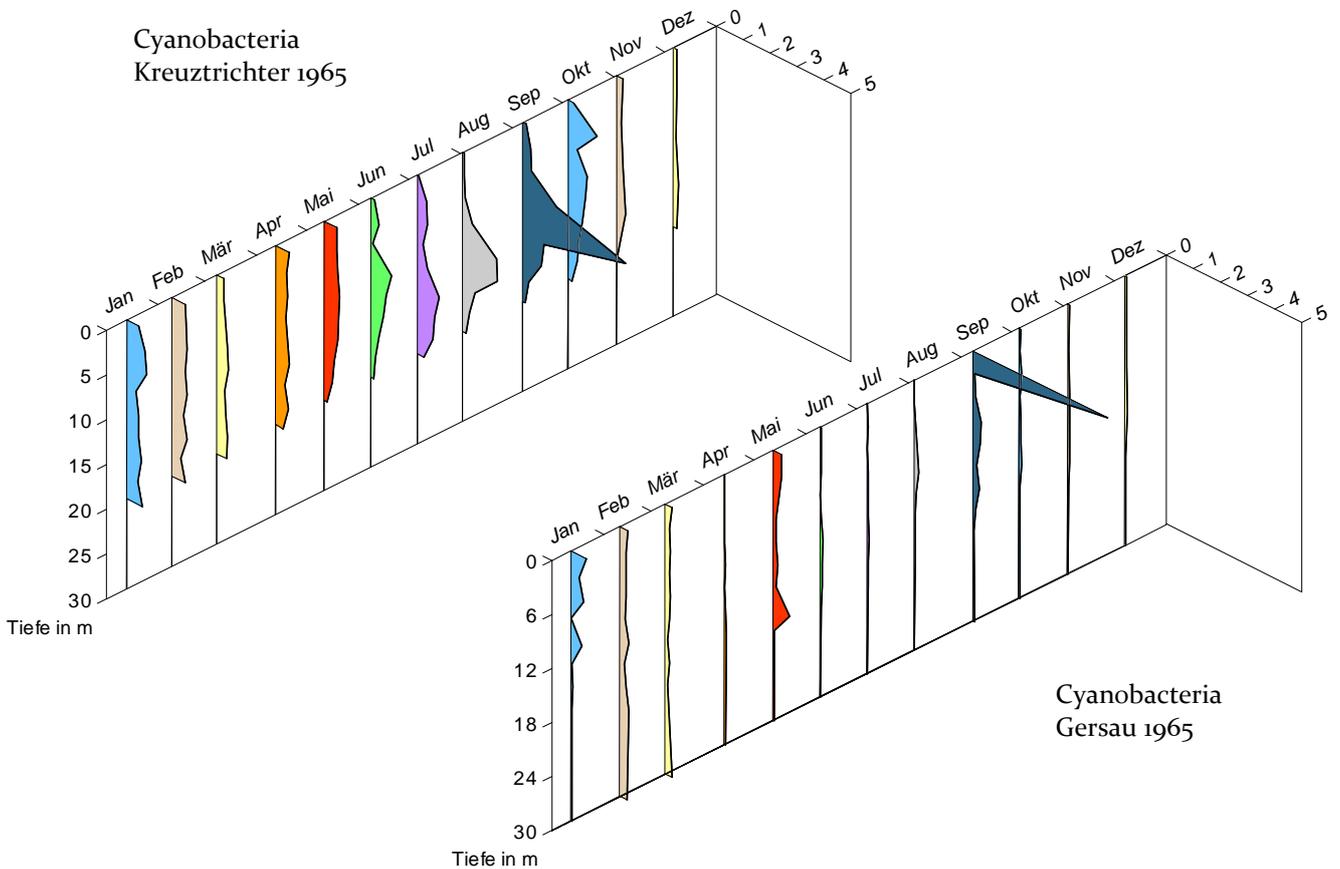
Die Cyanobacteria (Abb. 40) sind in allen drei Seebecken schwergewichtig im Herbst vorhanden. Während im Kreuztrichter die Einschichtung in rund 10 m Tiefe (*Plankothrix*-Horizont) im Herbst klar zu erkennen ist, sind die Cyanophyceen im Urnersee selten und breit verteilt. Im Gersauerbecken ist im September 1965 die *Plankothrix* schon an die Oberfläche geholt worden, sie verschwindet innerhalb des Monat vollständig. Im Jahre 1964 war die Einschichtung im Gersauerbecken stabiler, allerdings erfasst die Zirkulation bereits im Oktober den Cyanobakterien-Horizont in 12-15 m (tiefer als im Kreuztrichter) und verteilt diese in der Oberflächenebene gleichmässig. 1966 wird im Kreuztrichter die Schichtung erst im November zerstört. Die gestörten Burgunderblotalgen gehen dabei zugrunde.

Die planktischen Chrysophyceen (Abb. 41) sind fast durchweg beweglich. Neben kleinen einzelligen Chryso-monaden kommen auch regelmässig Kolonien vor. Mit Hilfe akzessorischer Pigmente (ocker gefärbte „Goldalgen“) nutzen die Chrysophyceen auch das Spektrum zwischen rot und blau. Sie sind dadurch nicht auf die Lichtqualität an der Oberfläche angewiesen, sondern können auch tiefer leben, wodurch sich Vorteile bezüglich Nährstoffkonkurrenz ergeben. Die bevorzugte Einschichtungstiefe liegt meist zwischen 2.5 und 10 m Tiefe. Aber auch tiefere Einschichtung ist möglich. Die Horizonte können sehr scharf begrenzt sein.

Cyanobacteria  
Kreuztrichter 1964



Cyanobacteria  
Kreuztrichter 1965



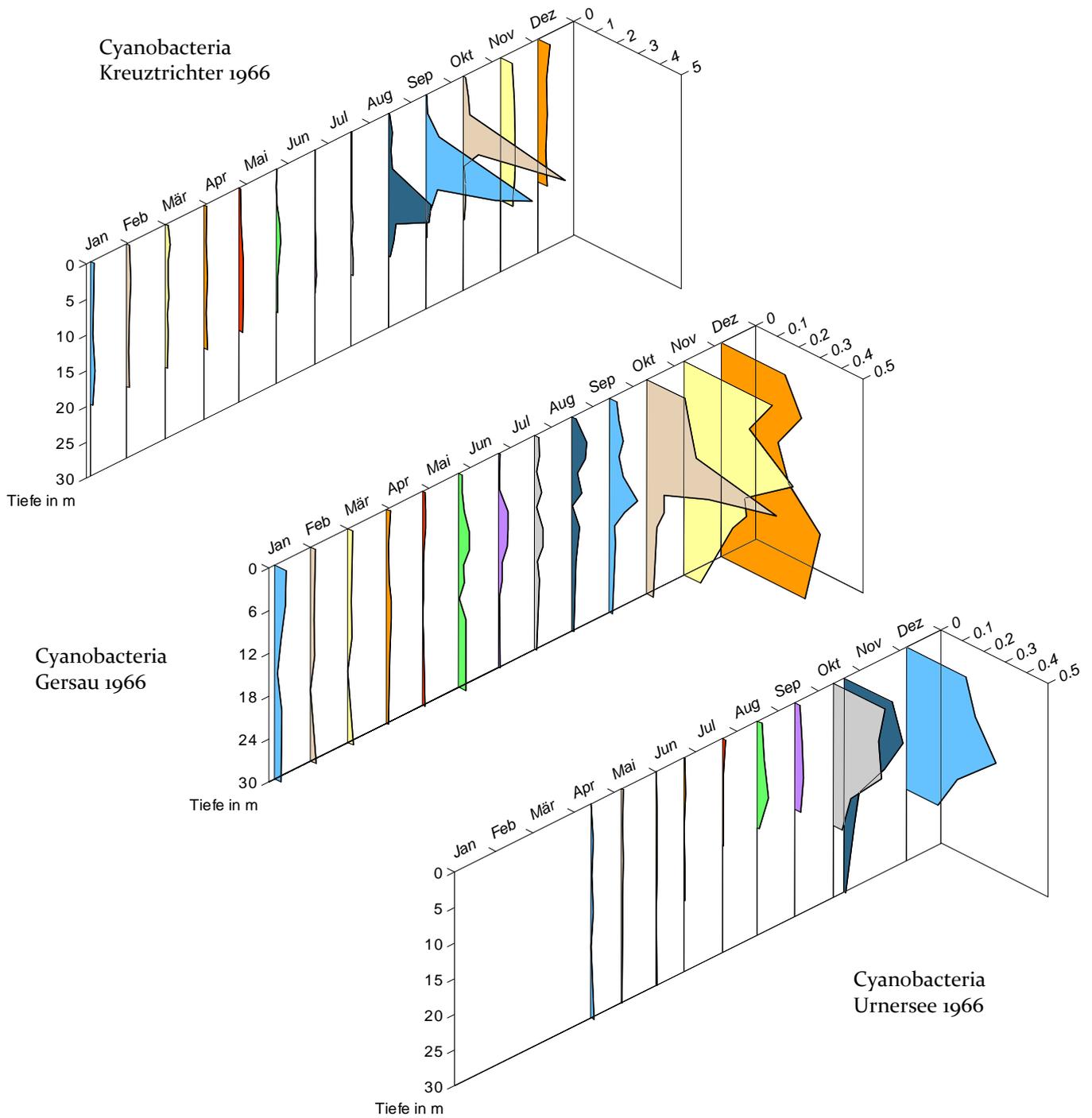
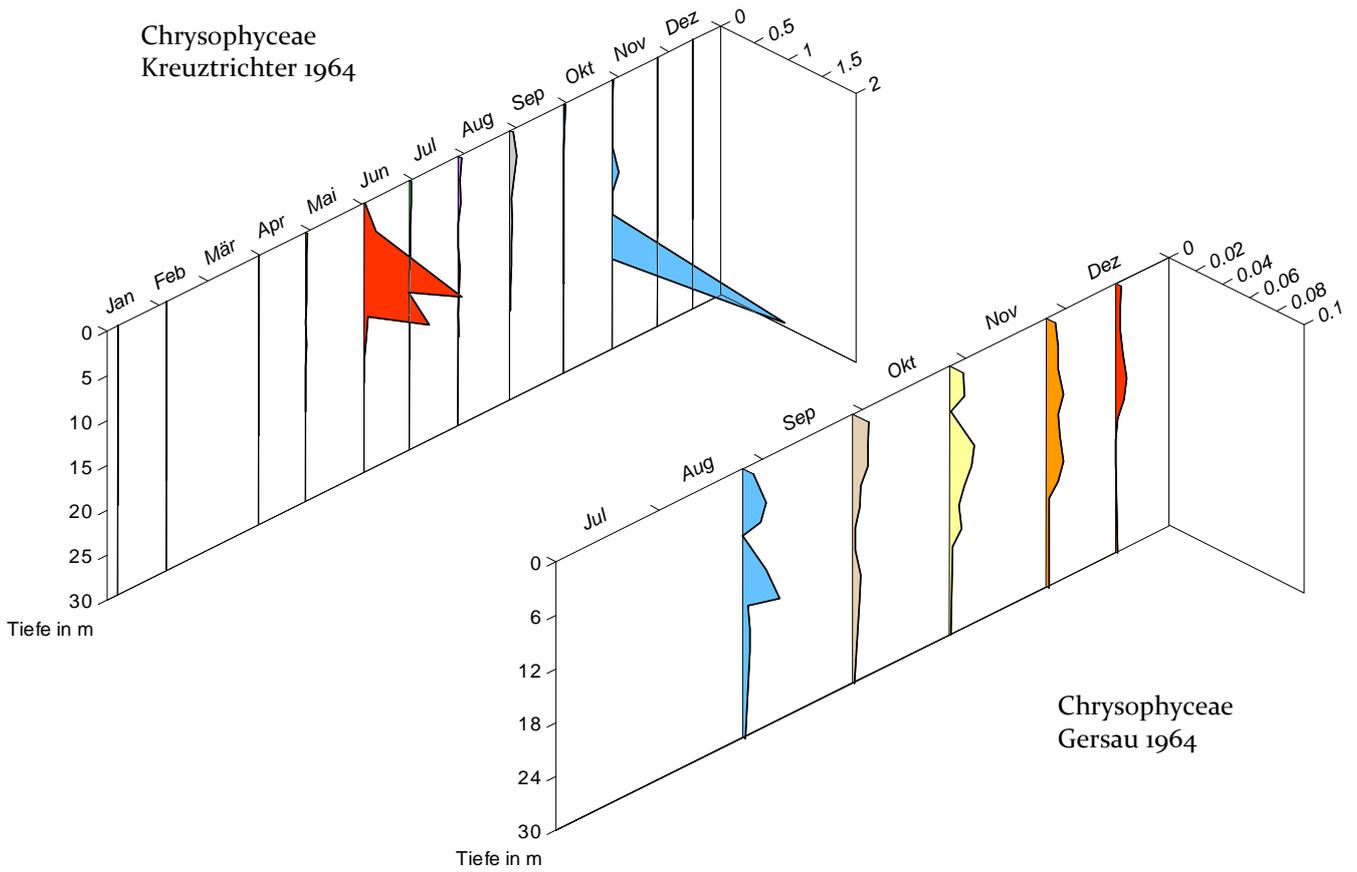


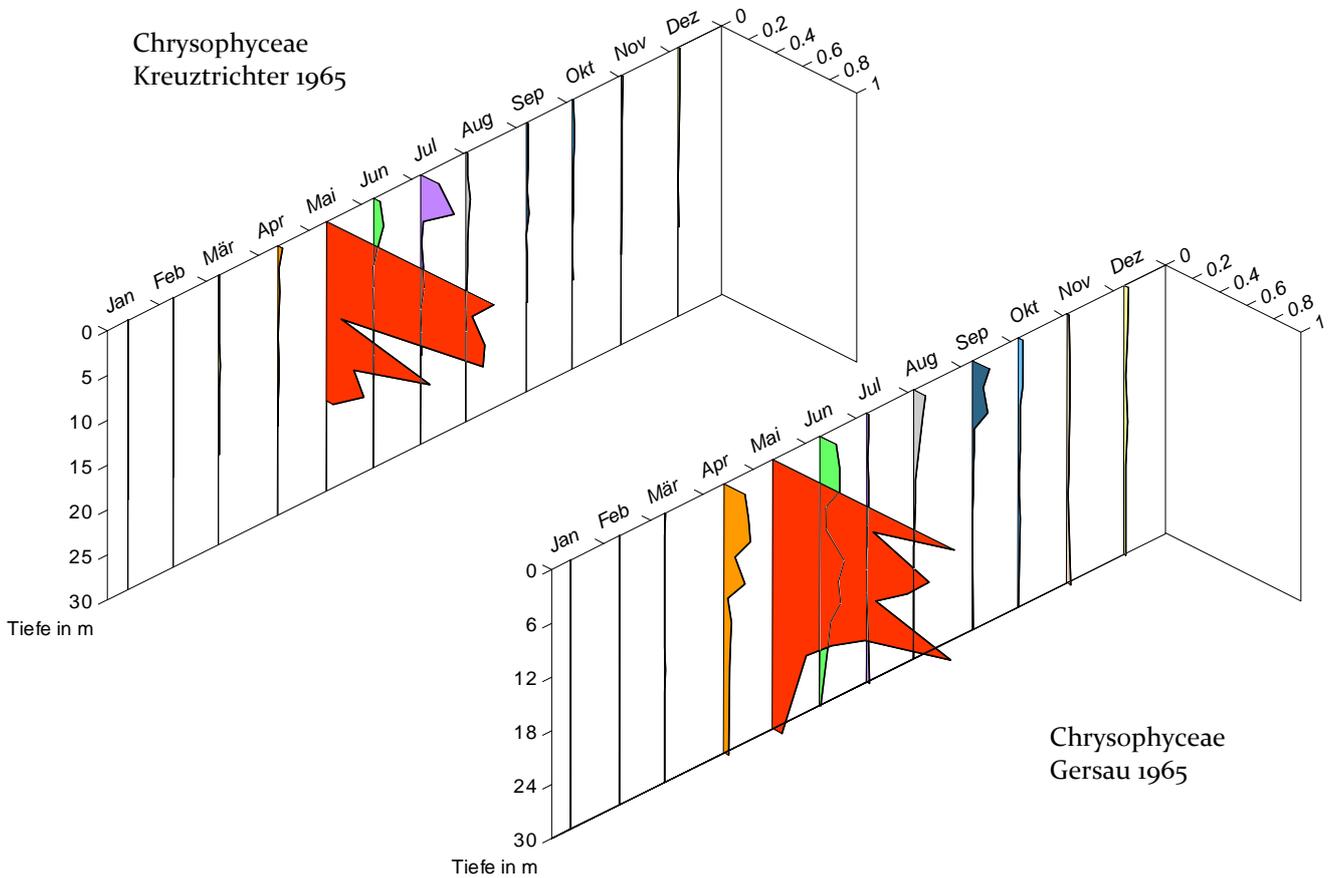
Abb. 40 Tiefenverteilung der Cyanobacteria in den drei Seebecken von 1964 bis 1966

Chrysophyceae  
Kreuztrichter 1964



Chrysophyceae  
Gersau 1964

Chrysophyceae  
Kreuztrichter 1965



Chrysophyceae  
Gersau 1965

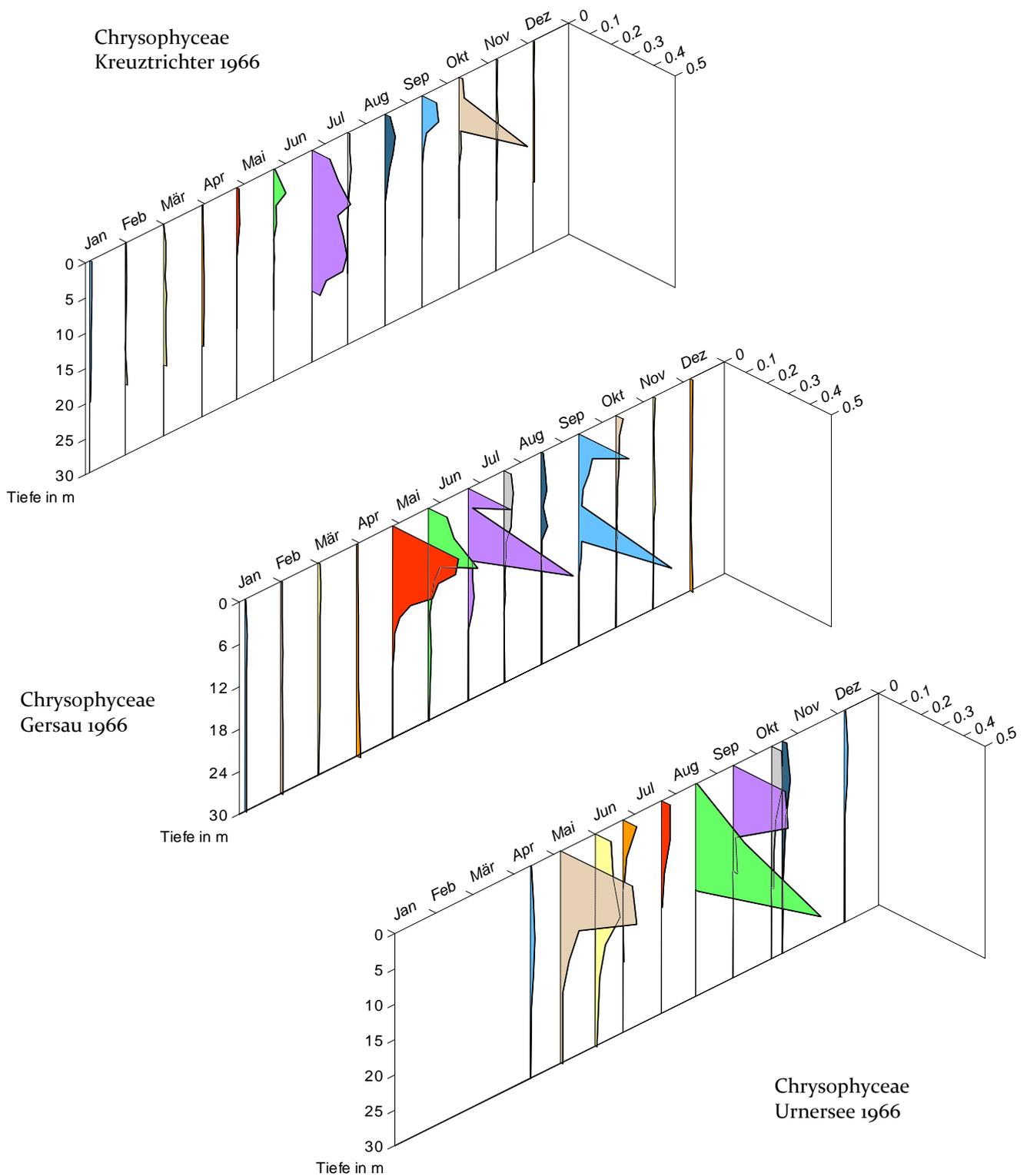
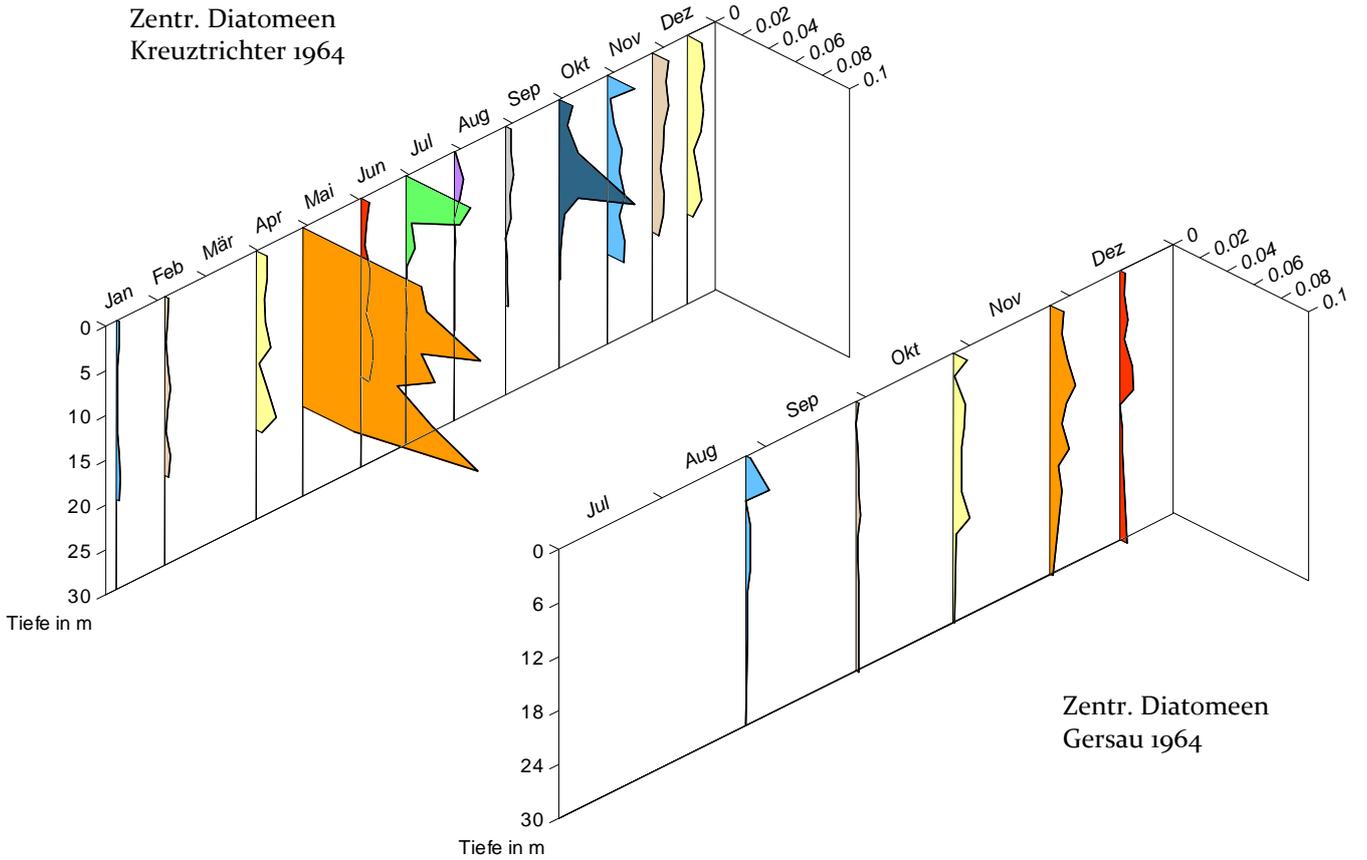
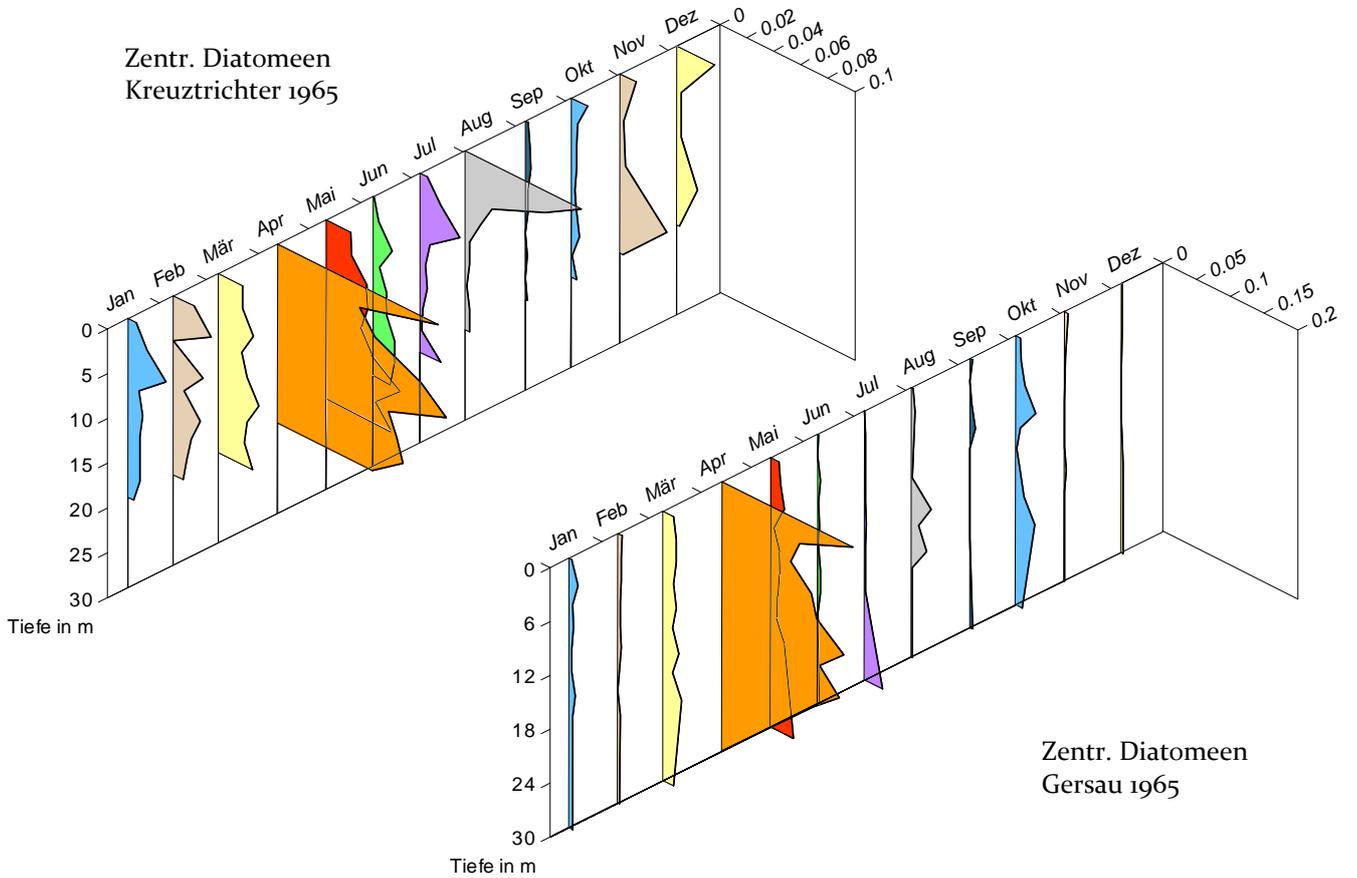


Abb. 41 Tiefen-Verteilung der Chrysophyceen in den drei Seebecken von 1964 bis 1966

Zentr. Diatomeen  
Kreuztrichter 1964



Zentr. Diatomeen  
Kreuztrichter 1965



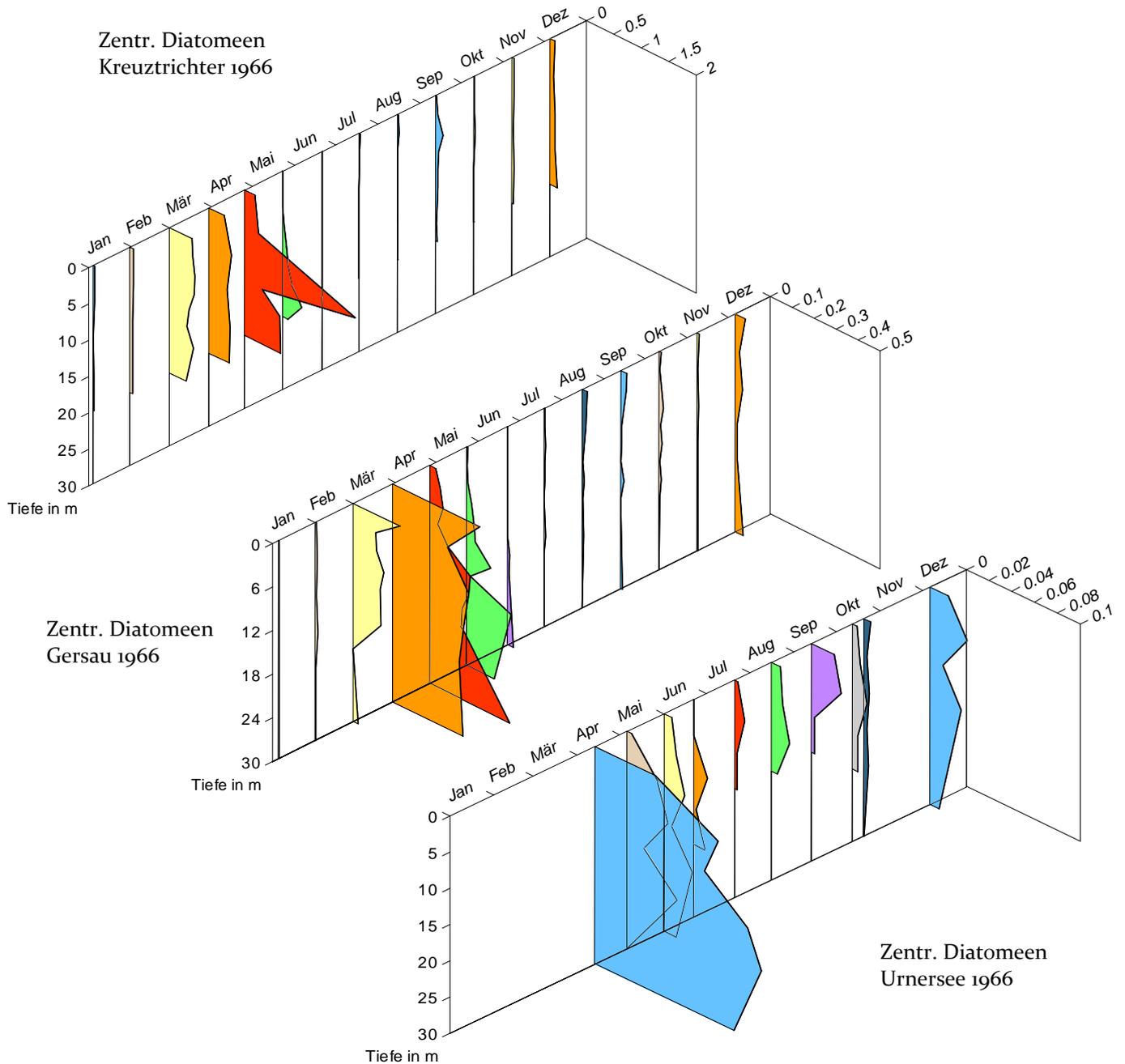


Abb. 42 Tiefenverteilung der zentrischen Diatomeen in den drei Seebecken von 1964 bis 1966

Im Gegensatz zu den bereits besprochenen Cyanobakterien und Chrysophyceen haben die planktischen Diatomeen (Abb. 42, 43) keine aktive Beweglichkeit oder Auftriebsmittel. Sie schweben passiv. Die zentrischen Formen sind im Allgemeinen sehr klein und senden radial feine Schwebedorsten aus, die einen Bremseffekt erzielen. Allerdings sind die kleinen *Cyclotella* und *Stephanodiscus*-Arten auch bevorzugte Futteralgen für die Zooplankter. Die Frühjahresentwicklung wird im Mai/ Juni schlagartig unterbrochen durch das Zusammenwirken von Sedimentation und grazing. Was nicht abtaucht wird gefressen.



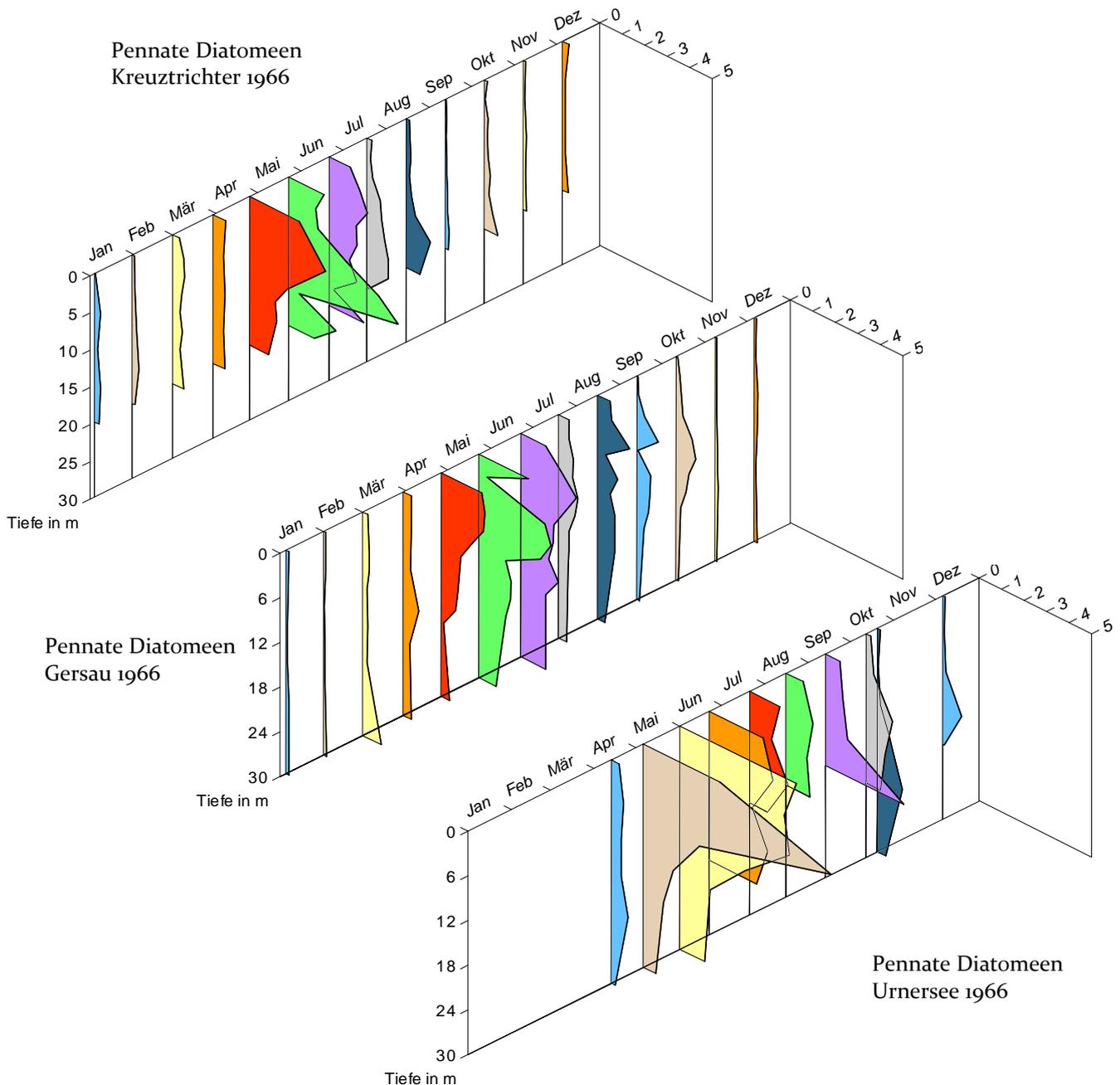
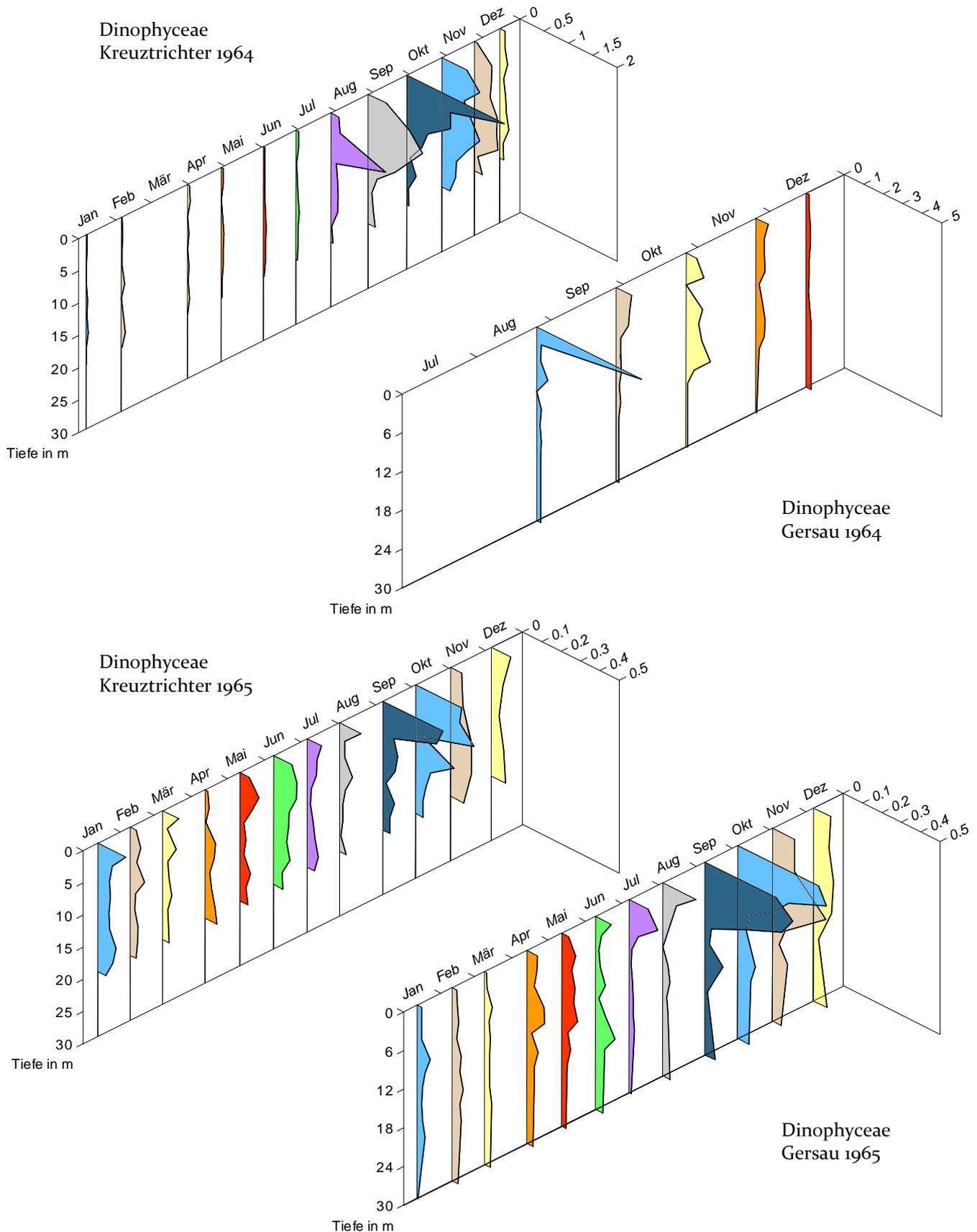


Abb. 43 Tiefenverteilung der pennaten Diatomeen in den drei Seebecken von 1964 bis 1966

Grosse Diatomeen sinken im Allgemeinen sehr schnell ab, da sie deutlich mehr Übergewicht und relativ grosse Abmessungen haben. Allfällig vorhandene Raphen (Bewegungsorganellen) nützen im Plankton nichts. Sie taugen nur auf einer festen Unterlage. Einzig die Kragengeisselzellen, die sich auf den Kolonien der Kieselalgen festsetzen, können mit ihrem Geisselschlag die ganze Kolonie bewegen. Bezüglich Nährstoffe sind die beiden Partner (Kieselalge und Kragengeisselzelle) Konkurrenten aber sie profitieren auch gegenseitig voneinander. Der Geisselschlag der aufsitzenden Algen dient dem Heranstrudeln kleiner Nahrungspartikel, welche dann an den Kragen wie auf einem Fliegenfänger alter Manier kleben bleiben und als Nahrung verwertet werden. Er bewirkt aber auch, dass die gesamte Unterlage (Kieselalge) im Wasser verschoben wird. Dies fördert den Gas- und Stoffaustausch der Kieselalgen, weil die ausgezehnte Wasserschicht um die Kolonie erneuert wird. Die Bewegung reicht allerdings nicht aus, um die Sedimentation der Kieselalgen wettzumachen, zumal die Kragengeisselzellen auch ohne Licht leben können (sie sind farblos und nicht photosynthetisch aktiv) und daher nicht zwangsläufig nach oben schwimmen.

Die Verteilung zeigt an, dass die Population in die Tiefe sedimentiert und bis 30 m Tiefe ähnlich hohe Biomassen hat. Da die sparrigen Kieselalgenkolonien nicht ideale Futterpartikel für filtrierende Zooplanktonarten darstellen, erleiden sie nur geringe grazing-Verluste. Im Mai und Juni, wenn die kleinen Zellen ausgesiebt werden, erreichen die pennaten Formen ihre Blüte.



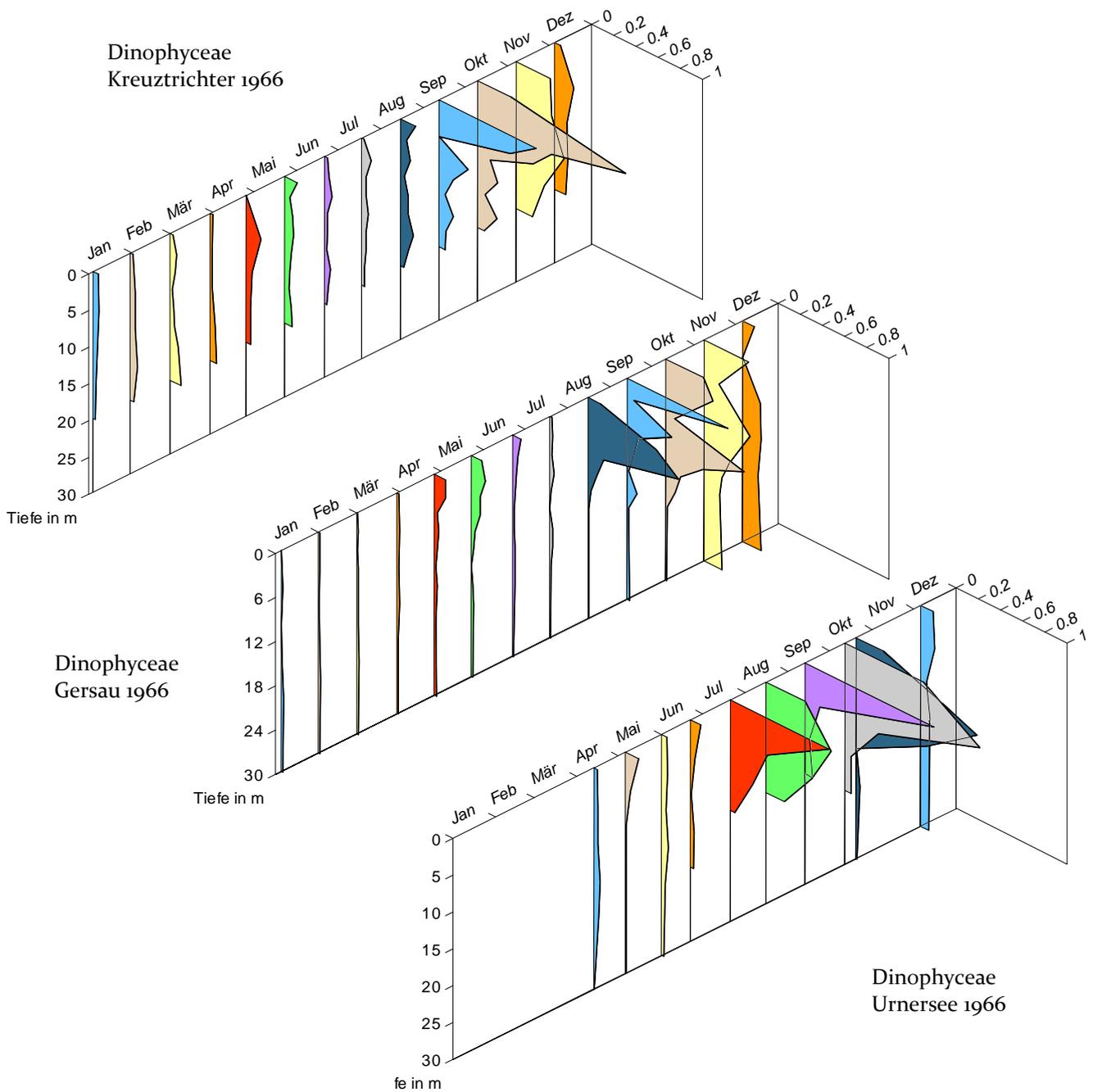
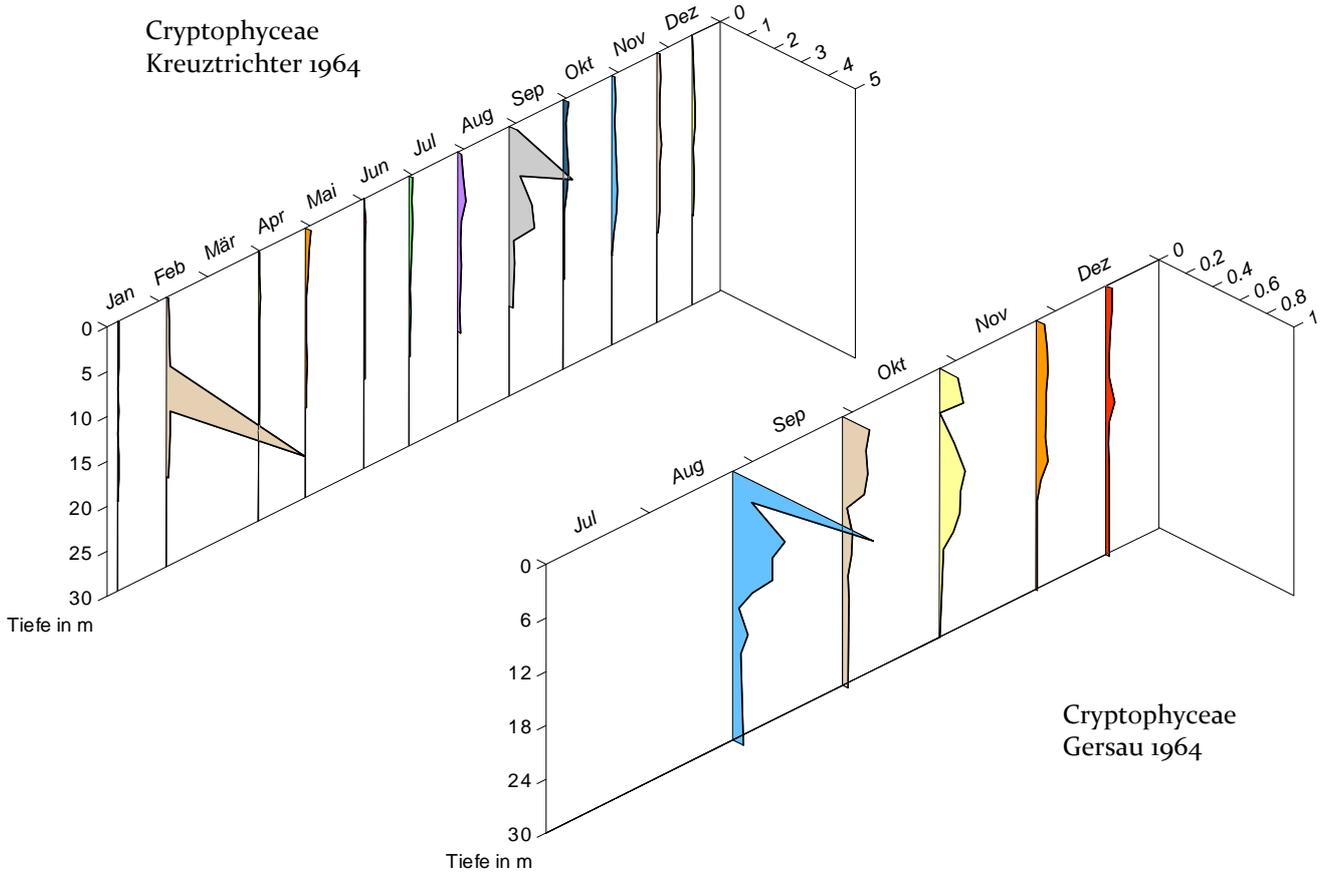


Abb. 44 Tiefenverteilung der Dinophyceen in den drei Seebecken von 1964 bis 1966

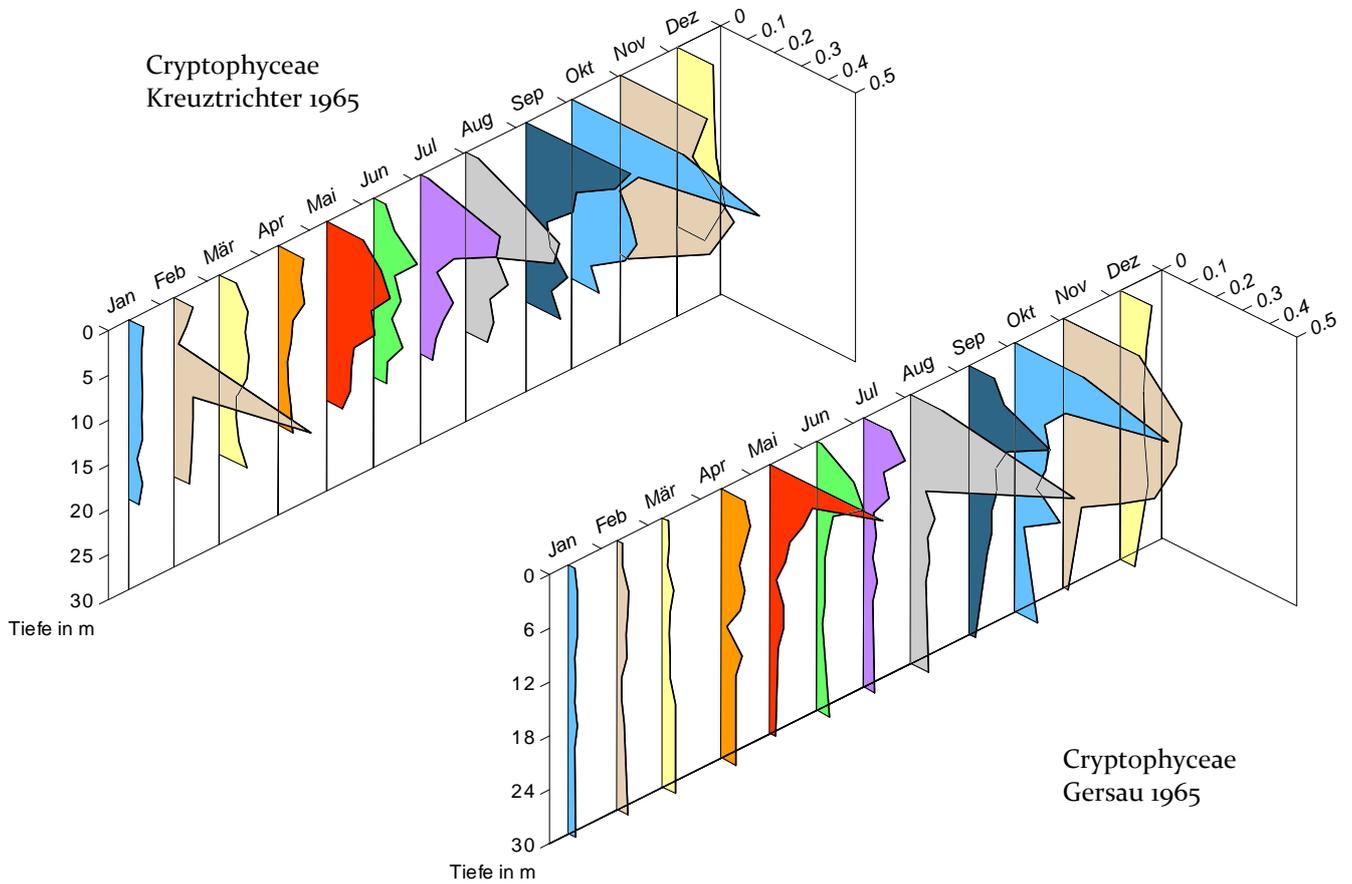
Die Dinophyceen sind eine der wenigen Algengruppen, die in allen Seebecken fast deckungsgleich vorkommen. Sie sprechen nicht auf Unterschiede der Trophie an. Sie erreichen in der Phase August bis Oktober überall rund  $1 \text{ mg}/\ell$  (typische Formen sind *Ceratium* und *Peridinium*). Während der Stagnationsphase sind sie in Oberflächennähe eingeschichtet, Ab November werden sie mit der Zirkulation verfrachtet und dezimiert. Ganzjährig ist auch die farblose *Gymnodinium helveticum* präsent. Diese ist nicht auf das Licht angewiesen und ist über die oberen 20 m verteilt.

Cryptophyceae  
Kreuztrichter 1964



Cryptophyceae  
Gersau 1964

Cryptophyceae  
Kreuztrichter 1965



Cryptophyceae  
Gersau 1965

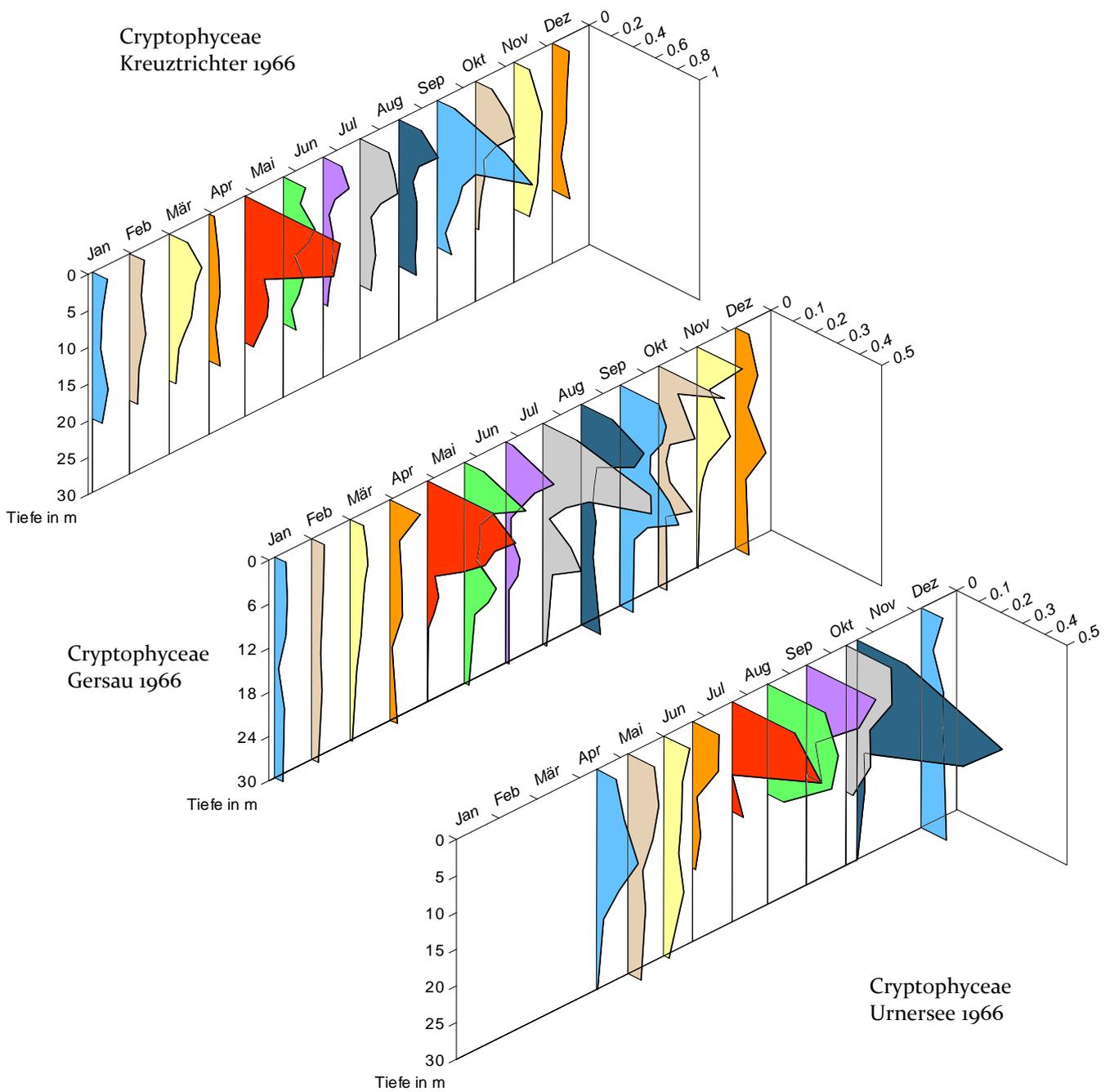
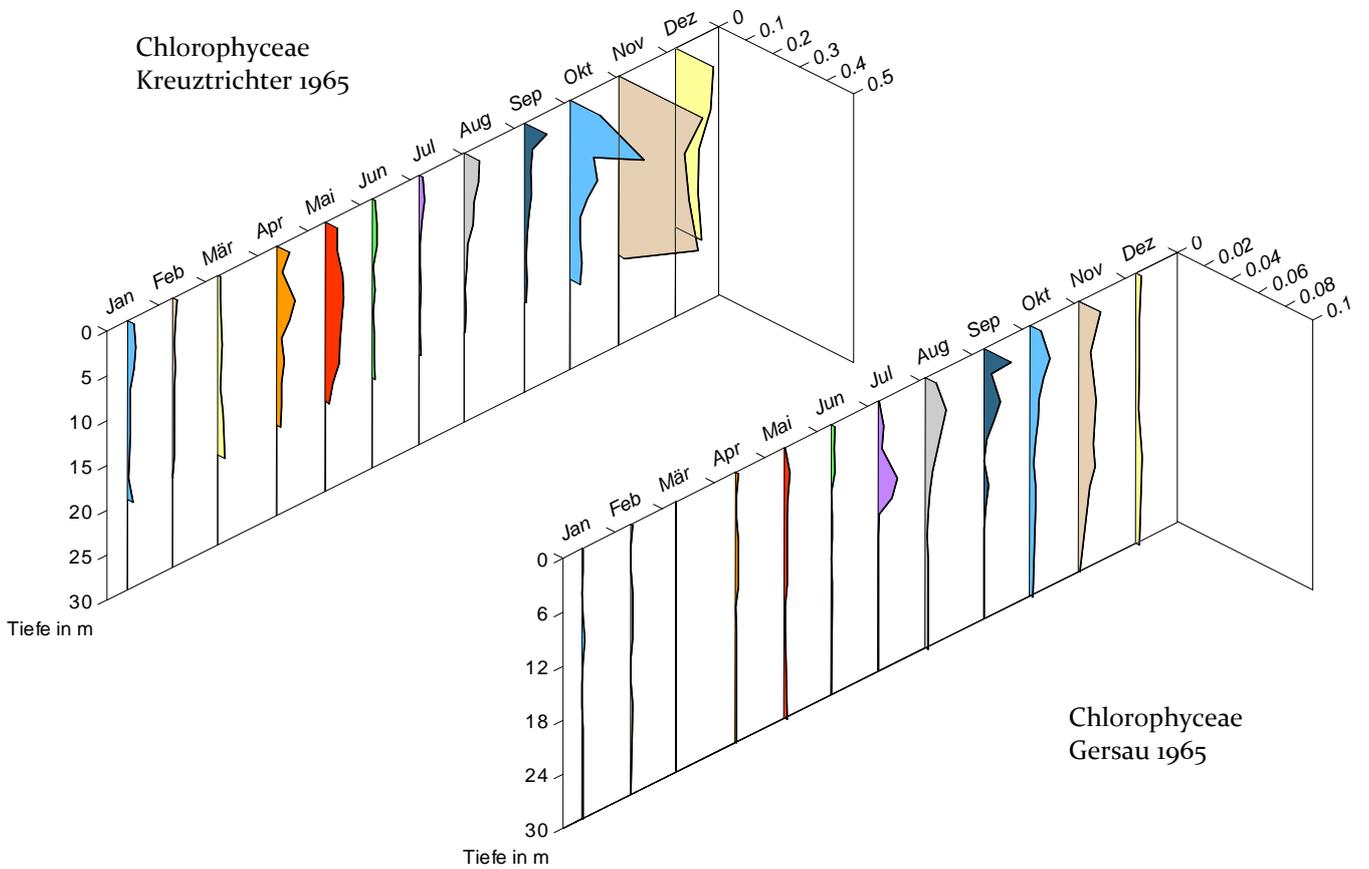
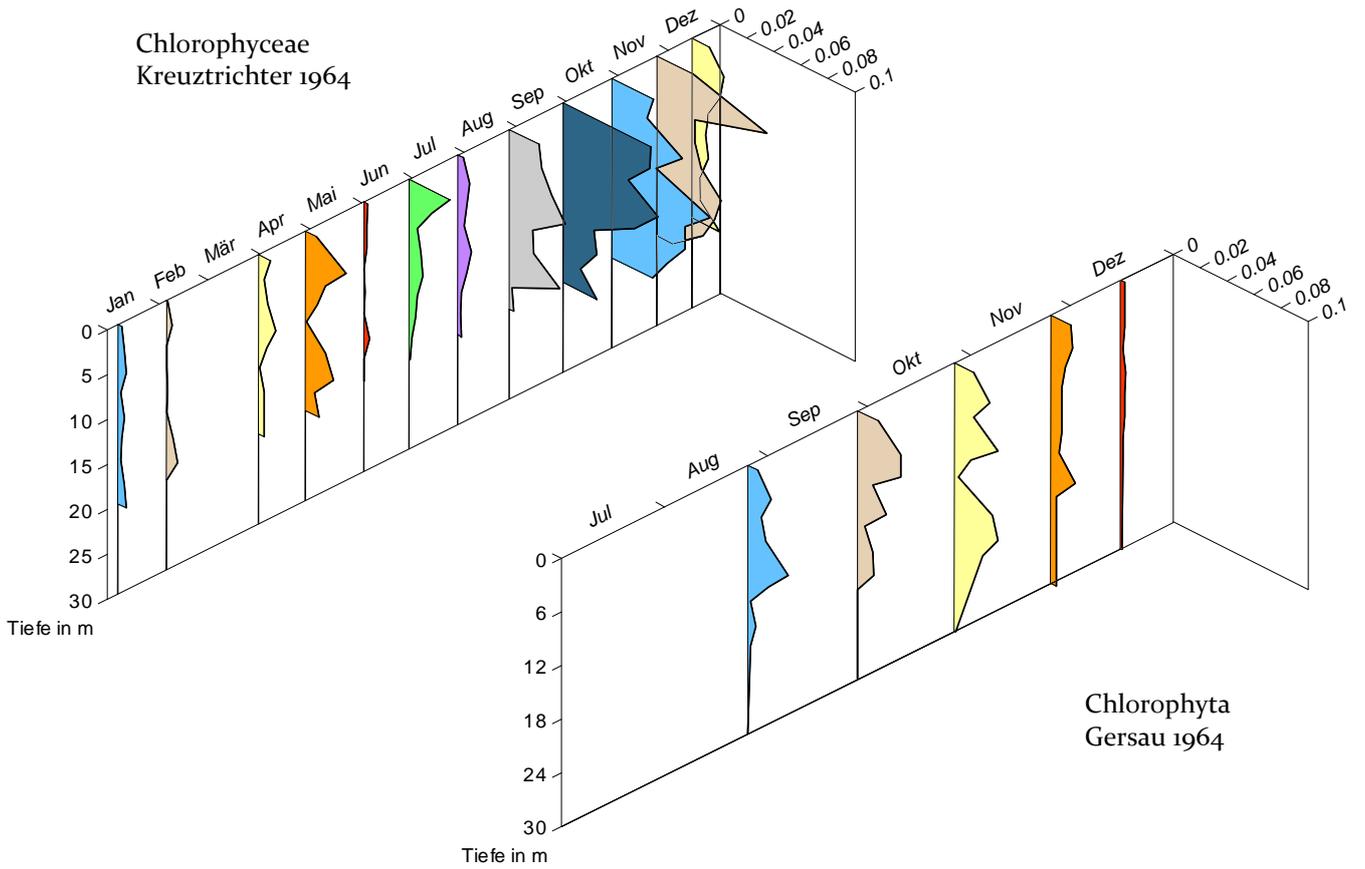


Abb. 45 Tiefenverteilung der Cryptophyceen in den drei Seebecken von 1964 bis 1966

Die Cryptomonaden sind wesentliche Futteralgen für die herbivoren Crustaceen. Sie sind mit grösseren Dichten in den obersten 5 m recht zahlreich vorhanden (Abbildungs-Massstab beachten, dieser ist nicht immer gleich). Im Kreuztrichter sind 2- bis 5-mal so viele Cryptomonaden vorhanden wie im Gersauerbecken oder Untersee. Sie sind schon im Februar und März präsent und erreichen im April einen ersten Höhepunkt. Die Depression im Mai/Juni beruht auf grazing.



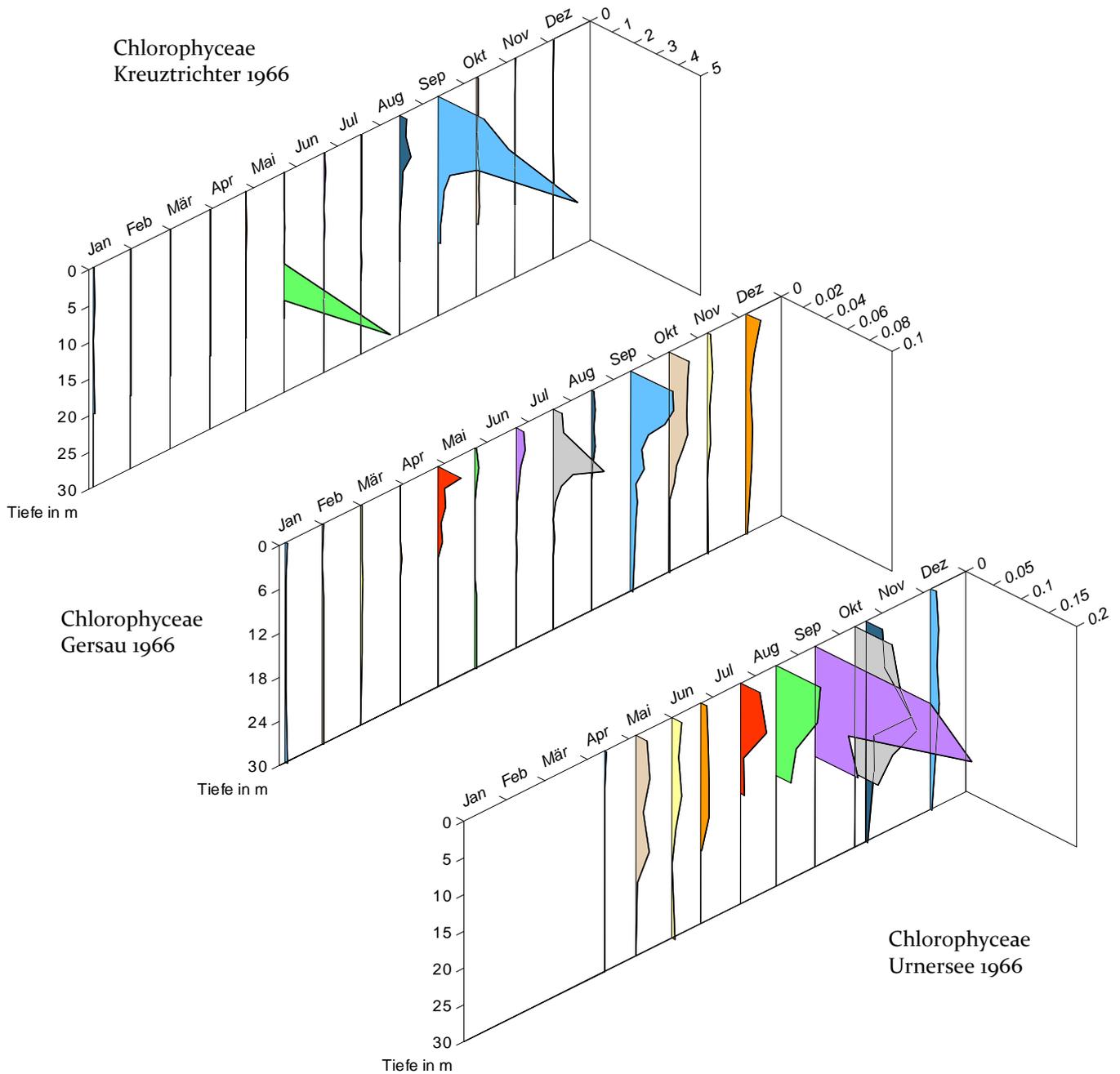
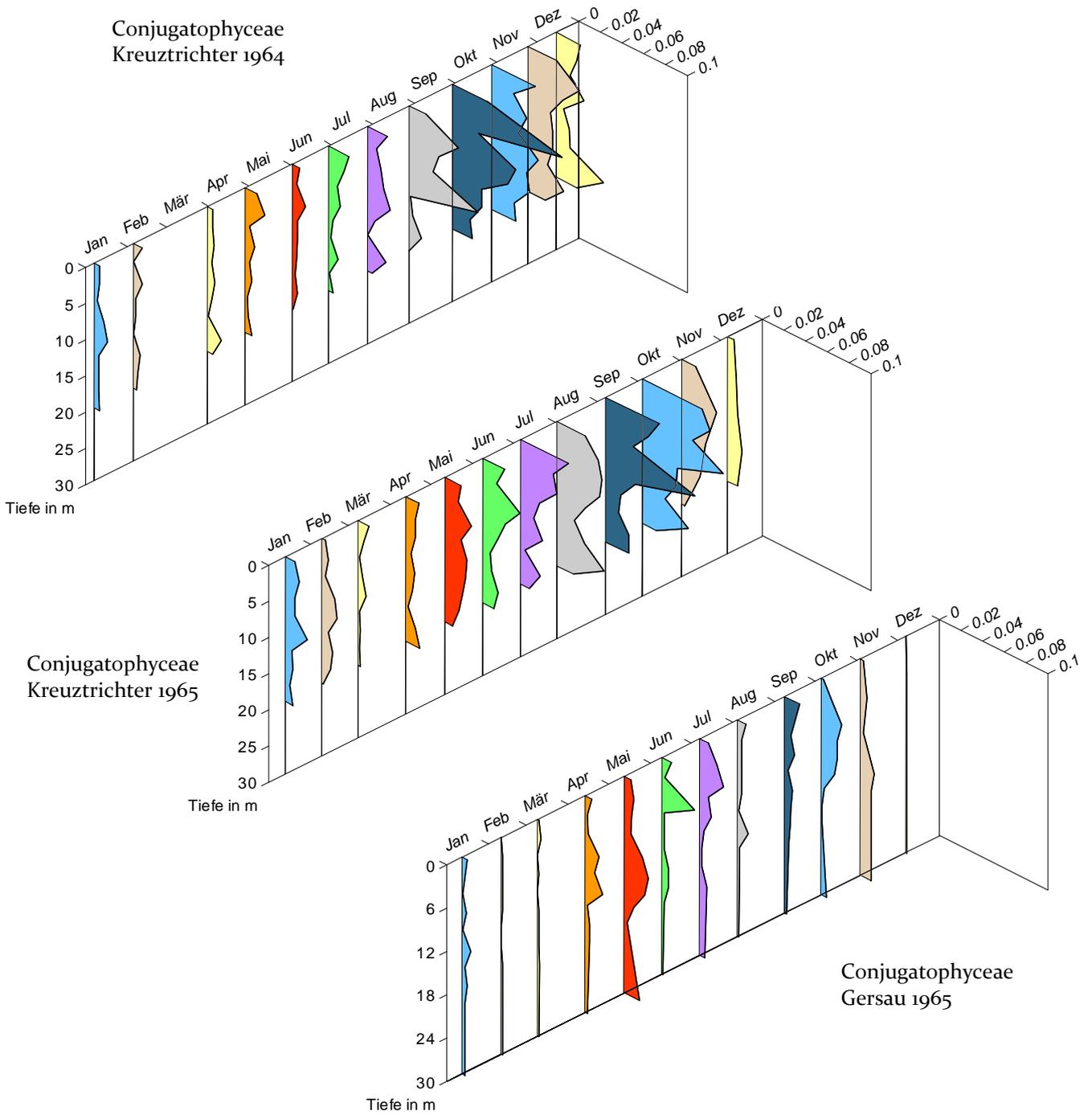


Abb. 46 Tiefenverteilung der Chlorophyceen in den drei Seebecken von 1964 bis 1966

Die Chlorophyten (Grünalgen) sind in den tiefen Seebecken nur sehr spärlich vertreten. Die Kulissendiagramme mussten stark überhöht werden, was zwangsläufig auch grössere relative Abweichungen zur Folge hat. In 1964 wurden bei Gersau die Chlorophyten (inkl. Konjugaten) zusammengefasst, sonst sind die Grünalgen im engeren Sinn (Chlorophyceen) ohne Jochalgen dargestellt. Im Kreuztrichter erreichen die Grünalgen im Jahre 1966 vereinzelt Biomassetippen, und sie sind hier auch sonst rund 5-mal so häufig wie in Gersau und im Urnersee. Grünalgen sind nährstoffliebend und somit Eutrophie-Anzeiger.

Conjugatophyceae  
Kreuztrichter 1964



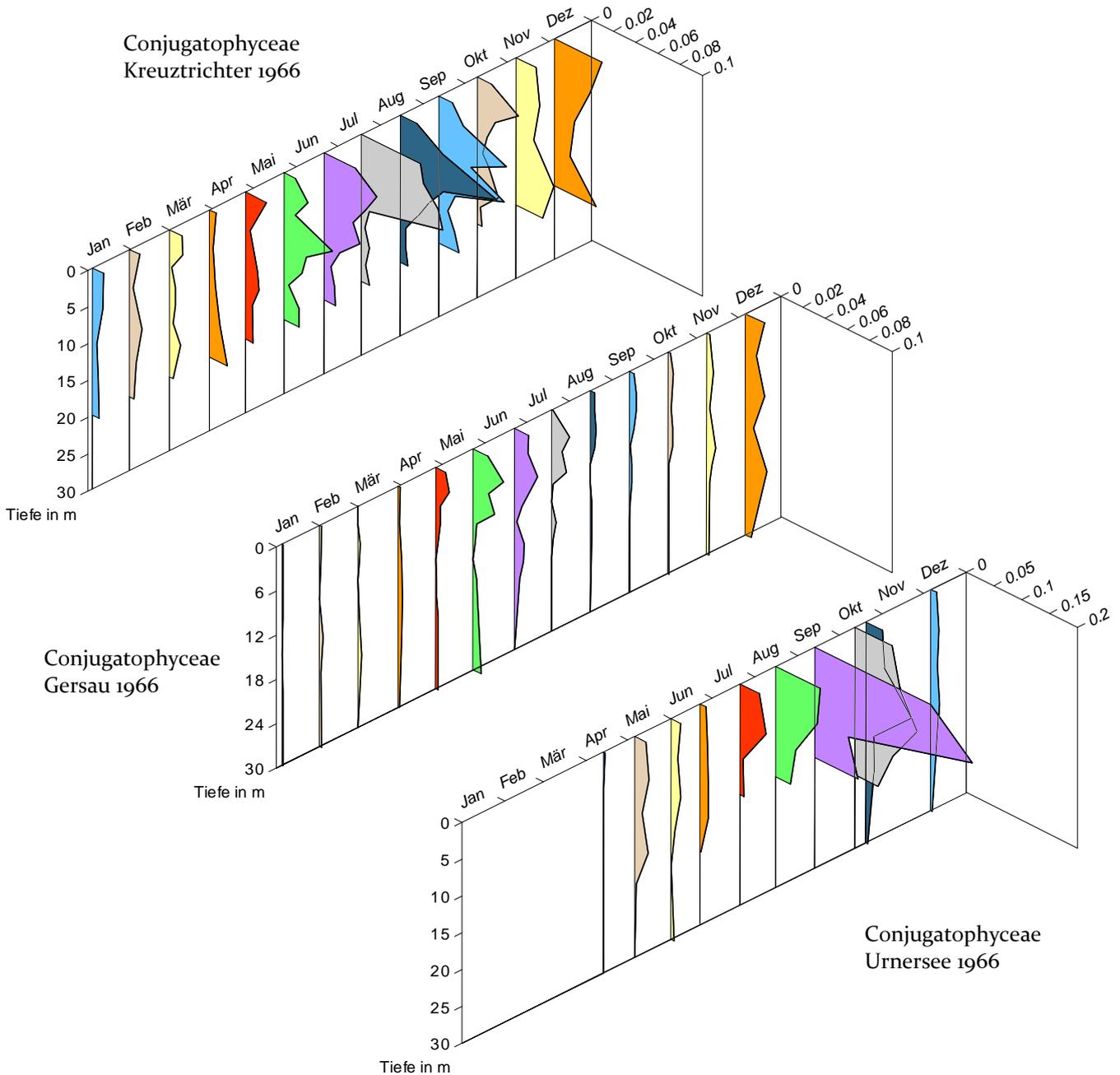


Abb. 47 Tiefenverteilung der Conjugatophyceen in den drei Seebecken von 1964 bis 1966

Ähnlich wie die Chlorophyceen sind auch die Conjugaten eher im warmen Wasser zu finden. Allerdings erreichen sie mit  $0.2 \text{ mg/l}$  kaum messbare Anteile am Gesamtkuchen der Biomasse. Die Tiefenverteilung zeigt, dass die Jochalgen keine aktive Möglichkeit zur Einschichtung besitzen. Jochalgen sind unbegeißelt. Mit langgestreckten Zellen z.B. *Closterium aciculare* und Fäden (*Mougeotia*) oder sparriger Sternform (*Staurastrum*) kann einzig die Sinkgeschwindigkeit etwas gebremst werden. Solche Formen sind auch resistent gegen filtrierende Zooplankter.

## 12.4 Artenliste des mehrfach beobachteten Planktons im Vierwaldstättersees (ohne eingeschwemmte Ufer- und Bodenformen)

### 12.4.1 Phytoplankton

Algengruppe	Volumen pro Zelle in $\mu\text{m}^3$	Algengruppe	Volumen pro Zelle in $\mu\text{m}^3$
<b>CYANOBACTERIA</b>		Mallomonas caudata	4800
<b>Chroococcophyceae (6 Gattungen)</b>		Pseudokephyrion entzii (Syn. Kephyriopsis)	70
Aphanocapsa elachista	2	Pseudokephyrion undulatum	300
Aphanocapsa delicatissima	5	Pseudopedinella spec.	550
Aphanothece clathrata	2	Pseudopedinella erkensis	550
Aphanothece clathrata Var brevis	1	Spumella spec. (Syn. Heterochromonas spec.)	350
Aphanothece nidulans	3	Synura uvella	1700
Chroococcus limneticus	180	Uroglena americana	85
Coelosphaerium kuetzingianum	20	<b>HAPTOPHYTA</b>	
Microcystis spp	30	<b>Haptophyceae (1 Art)</b>	
Woronichinia sp.	75	Chrysochromulina parva	40
<b>Hormogoniophyceae (6 Gattungen)</b>		<b>BACILLARIOPHYCEAE</b>	
Anabaena sp.	420	<b>Centrales (6 Gattungen)</b>	
Anabaena circinalis	720	Cyclotella sp.	200
Anabaena flos-aquae	150	Cyclotella bodanica	5400
Anabaena planctonica / solitaria	860	Cyclotella catenata	500
Anabaena spiroides	420	Cyclotella ocellata	200
Aphanizomenon flos-aquae	70	Cyclotella operculata	200
Aphanizomenon gracile	25	Cyclotella radiosa / comta	1350
Lyngbya lacustris	3	Melosira varians	4600
Lyngbya limnetica	10	Aulacoseira (Syn Melosira) granulata	800
Limnothrix redekei	35	Aulacoseira gran. angustissima	200
Planktothrix rubescens	70	Aulacoseira islandica / helvetica	1500
Pseudoanabaena sp.	15	Rhizosolenia longiseta	1300
Pseudoanabaena catenata	15	Stephanocostis chantaicus	70
<b>CHRYSOPHYCEAE</b>		Stephanodiscus sp.	90
<b>Chrysomonadales (13 Gattungen)</b>		Stephanodiscus alpinus	2500
Bicosoeca sp.	100	Stephanodiscus astraea / neoastrea / rotula	2500
Bitrichia sp.	100	Stephanodiscus hantzschii	70
Bitrichia chodati	100	Stephanodiscus parvus	50
Chromulina spp.	110	Stephanodiscus binderanus (Syn. Melosira)	400
Chrysococcus sp.	100	<b>Pennales (7 Gattungen)</b>	
Dinobryon sp.	550	Asterionella formosa	400
Dinobryon bavaricum	550	Asterionella gracillima	400
Dinobryon cylindricum	550	Diatoma elongatum / tenue	1100
Dinobryon divergens	550	Fragilaria sp.	400
Dinobryon sertularia	550	Fragilaria capucina	360
Dinobryon sociale	550	Fragilaria crotonensis	800
Erkenia subaequiciliata	50	Fragilaria virescens	1800
Kephyrion sp.	70	Navicula sp.	300
Kephyrion inconstans	50	Nitzschia sp.	200
Kephyrion ovum	60	Nitzschia acicularis	200
Mallomonas sp.	1500	Nitzschia actinastroides	150
Mallomonas acaroides	3200	Synedra (Fragilaria) acus	1000
Mallomonas akrokomos	560	Synedra (Fragilaria) acus Var. angustissima	4800

Algengruppe	Volumen pro Zelle in $\mu\text{m}^3$	Algengruppe	Volumen pro Zelle in $\mu\text{m}^3$	
Synedra (Fragilaria) acus radians	600	<b>CHLOROPHYCEAE</b>		
Synedra (Fragilaria) berlinensis	200			
Synedra (Fragilaria) cyclopum	600			
Synedra (Fragilaria) ulna var. danica	4800		<b>Volvocales (8 Gattungen)</b>	
Tabellaria fenestrata / flocculosa	1500		Chlamydomonas spp	1600
<b>EUGLENOPHYCEAE</b>			Chlamydomonas reinhardtii	700
<b>Euglenales (3 Gattungen)</b>			Eudorina elegans	300
Colacium sp.	1400		Gonium sp.	350
Colacium simplex	1800		Gonium pectorale	350
Euglena spp.	3000		Pandorina sp.	400
Trachelomonas spp.	1300	Pandorina morum	400	
<b>DINOPHYTA</b>		Phacotus lendneri	250	
<b>DINOPHYCEAE (4 Gattungen)</b>		Phacotus lenticularis	100	
Ceratium hirundinella	45000	<b>Tetrasporales (1 Art)</b>		
Gymnodinium helveticum	11000	Pseudosphaerocystis lacustris	300	
Gymnodinium lantzschii	1100	<b>Chlorococcales (26 Gattungen)</b>		
Peridinium spec.	7500	Ankistrodesmus sp.	250	
Peridinium / Peridiniopsis aciculiferum	15000	Ankyra ancora	150	
Peridinium cinctum	25000	Botryococcus braunii	550	
Peridiniopsis inconspicuum	4500	Characium lanceolatum	450	
Peridinium pusillum	3000	Chlorella ellipsoidea	50	
Peridinium willei	25000	Chlorella pyrenoidosa	15	
Peridiniopsis elpatiewskyi	12000	Choricystis chodati (Syn. Coccomyxa lacustris)	50	
<b>CRYPTOPHYTA</b>		Coelastrum spp.	150	
<b>CRYPTOPHYCEAE (6 Gattungen)</b>		Coelastrum microporum	200	
Chilomonas spec..	1300	Coelastrum reticulatum	250	
Chroomonas spec.	80	Crucigenia sp.	200	
Cryptomonas spec.	2100	Crucigeniella apiculata	250	
Cryptomonas erosa	1500	Crucigeniella apiculata	250	
Cryptomonas marsonii	2500	Dictyosphaerium ehrenbergianum	250	
Cryptomonas ovata	3400	Dictyosphaerium pulchellum	300	
Cryptomonas reflexa	2200	Eutetramorus sp.	300	
Cryptomonas rostrata	4000	Eutetramorus fottii	150	
Cryptomonas rostratiformis	6800	Fotterella tetrachlorelloides	600	
Cryptomonas tetrapyrenoidosa	3000	Kirchneriella spec.	50	
Cyathomonas truncata	300	Lagerheimia ciliata (Syn. Chodatella c.)	200	
Katablepharis spec.	200	Micractinium pusillum	100	
Katablepharis ovalis	200	Monoraphidium spp.	150	
Rhodomonas spec.	150	Monoraphidium minutum	50	
Rhodomonas lacustris	180	Nephrocytium sp.	200	
Rhodomonas lens	600	Nephrocytium agardhianum	350	
Rhodomonas minuta	120	Oocystis spp.	200	
Rhodomonas m. var. nannoplanctica	100	Oocystis lacustris	150	
<b>CHLOROPHYTA</b>		Oocystis marsonii	450	
<b>PRASINOPHYCEAE (3 Gattungen)</b>		Pediastrum boryanum	350	
Nephroselmis discoidea	300	Pediastrum duplex	500	
Paramastix sp.	350	Pediastrum tetras	350	
Tetraselmis sp.	700	Scenedesmus sp.	250	
Tetraselmis cordiformis	700	Scenedesmus armatus	250	
		Scenedesmus ecornis	180	
		Scenedesmus obtusus	150	
		Scenedesmus quadricauda	250	
		Schroederia sp.	150	

<b>Algengruppe</b>	<b>Volumen pro Zelle in <math>\mu\text{m}^3</math></b>
Schroederia setigera	150
Sphaerocystis schroeteri	150
Tetrachlorella sp.	600
Tetrachlorella alternans	600
Tetraedron minimum.	50
Tetrastrum spec.	80
Willea sp.	450
Willea irregularis (Syn. Crucigenia rectangularis)	450
<b>Ulotrichales (3 Gattungen)</b>	
Elakatothrix sp.	200
Elakatothrix gelatinosa	200
Ulothrix constricta	600
Stichococcus bacillaris	50
<b>CONJUGATOPHYCEAE (4 Gattungen)</b>	
Closterium spec.	1700
Closterium aciculare	6500
Closterium acutum	650
Closterium acutum Var. variabile	650
Closterium limneticum	1500
Closterium pronum	4500
Cosmarium sp.	2500
Cosmarium depressum var. planctonicum	2500
Staurastrum sp.	18000
Staurastrum cingulum	15000
Staurastrum gracile	10000
Staurastrum pingue	12000
Staurastrum paradoxum	12000
Staurastrum planctonicum	12000
Staurastrum sebalzii var. ornatum	15000
Staurastrum tetracerum	10000
Mougeotia spec.	700
Mougeotia thylespora	1500
Mougeotia viridis	1500

## 12.4.2 Zooplankton

Zoogruppe	Volumen pro Ind. in $\mu\text{m}^3$	Zoogruppe	Volumen pro Ind. in $\mu\text{m}^3$
<b>PROTOZOA</b>			
<b>Heliozoa (5 Gattungen)</b>			
Acanthocystis	8'500	Ploesoma sp.	230'000
Actinophrys	24'000	Polyarthra spp.	180'000
Heterophrys	38'000	Synchaeta sp.	900'000
Actinosphaerium	75'000	Trichocerca sp.	120'000
Raphidophrys	15'000	Lecane sp.	60'000
<b>Ciliophora (17 Gattungen)</b>		<b>Flosculariacea (3 Gattungen)</b>	
Nassula sp.	1'500'000	Filinia sp.	480'000
Coleps sp.	15'000	Pompholyx sp.	210'000
Askenasia	35'000	Conochilus sp.	360'000
Didinium sp.	300'000	<b>MOLLUSCA</b>	
Urotricha	12'000	<b>Bivalvia (1 Art)</b>	
Cyclidium sp.	2'000	Dreissena polymorpha	100'000
Epistylis sp.	48'000	<b>CRUSTACEA</b>	
Cothurnia	15'000	<b>Phyllopoda (9 Gattungen)</b>	
Halteria sp.	2'500	Alona sp.	45'000'000
Strombidium viride	110'000	Bosmina sp.	60'000'000
Strobilidium sp.	90'000	Chydorus sp.	23'000'000
Stentor sp.	2'000'000	Daphnia spp.	450'000'000
Condyllostoma sp.	500'000	Diaphanosoma brachyurum	300'000'000
Tintinnidium sp.	50'000	Sida cristallina	400'000'000
Tintinnopsis sp.	45'000	Leptodora Kindtii	7'200'000'000
Trichodina sp.	65'000	Bythotrephes longimanus	1'800'000'000
Vorticella sp.	5'000	Polyphemus pediculus	360'000'000
<b>Suctorina (3 Gattungen)</b>		<b>Copepoda (5 Gattungen)</b>	
Staurophrya sp.	180'000	Eudiaptomus gracilis	200'000'000
Podophrya sp.	5'400	Mixodiaptomus laciniatus	480'000'000
Acineta	150'000	Cyclops sp.	60'000'000
<b>ROTATORIA</b>		Cyclops abyssorum	100'000'000
<b>Ploima (12 Gattungen)</b>		Cyclops vicinus	90'000'000
Ascomorpha sp.	80'000	Cyclops bohater	410'000'000
Asplanchna sp.	1'300'000	Mesocyclops leuckarti	32'000'000
Brachionus sp.	2'000'000	Diacyclops sp.	10'000'000
Gastropus sp.	100'000	Megacyclops gigas	1'300'000'000
Kellikottia sp.	180'000	<b>INSECTA</b>	
Keratella cochlearis	60'000	<b>Diptera (1 Gattung)</b>	
Keratella quadrata	80'000	Chaoborus	90'000'000'000
Notholca sp.	530'000		

## 12.5 Codierungsliste der EDV-Eingaben

Codierungsliste des Phytoplanktons mit Name, Nummer, Qualifier-Codes, Volumina, Oberfläche und fressbarem (anteilmässigem) Volumen

Name	Qualifier	Volumen	Fläche	fressbar
<b>Bakterien</b>				
Leptothrix ochracea	1	1	1	
Leptothrix echinata	2	1	1	
Siderocapsa	3	1	1	
Lampropedia hyalina	4	10	7	
Thiopedia rosea	5	10	7	
Div. Schwefelbakterien	6	5	5	
Pilze Planktomyces	50	1	1	
Div. Bakterien	100	1	1	
<b>Blualgen Chroococcophyceae</b>				
Aphanothece sp.	01013PQ@BK[6	10	18	7
A. clathrata	01023PQ@BK[6	2	5	2
A. clathrata Var. brevis / bachmannii	01032PQ@BK[6	1	3	1
A. nidulans	01043PQ@BK[6	3	7	2
A. stagnina	01053PQ@BK[6	80	90	25
A. microscopica	01063PQ@BK[6	15	25	10
Chroococcus sp.	01073PQ@BK[o	100	110	20
Ch. turgidus	01084PQ@BK[o	4000	2500	25
Ch. dispersus	01094PQ@BK[o	22	40	15
Ch. limneticus	01104PQ@BR[o	150	180	10
Coelosphaerium sp	01114ZQ@BR[1	15	25	5
C. kuetzingianum	01124PQ@BR[1+	22	35	10
C. minutissimum	01133PQ@BR[1	1	3	1
C. dubium	01144ZQ@BR[1	110	110	30
Cyanodictyon sp	01153PQ_BK[o	1	3	1
Gomphosphaeria sp	01164ZQ@BR[1	20	30	10
G. lacustris	01173PQ@BR[1	8	18	6
G. aponina	01184PQ@BK[1	190	130	10
Woronichinia naegeliana	01194ZQ@BR[1	75	85	7
G. compacta	01203PQ@BK[1	10	20	8
Gloeocapsa sp	01214PQ@BK[oN			
Gl. montana	01224PQ@BK[o			
Gl. sanguinea	01234PQ@BK[o	30		
Gloeothece sp	01244PQ@BK[6			
Gl. linearis	01254PQ@BK[6			
Merismopedia	01263ZP_BK[o	10	20	8
M. punctata	01273PQ_BK[o	15	28	10
M. glauca	01284PQ_BK[o	90	110	8
M. tenuissima	01293PQ_BK[o	4	10	3
M. elegans	01304PQ_BR[o	140	150	15
M. trolleri	01313ZQ_BR[o	5	12	4
Microcystis sp	01324ZQ@BR[o	60	70	45
M. wesenbergii	01334ZQ@BR[o	80	95	5
M. incerta	01344PQ@BR[o	8	20	6
M. (Syn. Aphanocapsa) elachista	01353PQ@BR[o	3	9	2
M. aeruginosa	01364ZQ@BR[o+	48	63	35
M. viridis	01374ZQ@BR[o	85	95	65
Marsoniella sp	01393PQ*BK[3	10	20	5

Name	Qualifier	Volumen	Fläche	fressbar
Dactylococcopsis	01403PQ>BK[5	5	10	5
Rhabdoderma	01413PQ_BK[5	5	20	5
Synechococcus sp	01423PQ~BK[5	80	85	60
S. major	01433PQ~BK[5	5000	2000	60
Synechocystis sp	01443PQ@BK[1	80	95	20
Tetrapedia sp	01453PQ<BK[7	150	180	50
Synechococcus klein	01462PQ@BK[1	50	70	20
Synechocystis equalities	01472PQ@BK[1	60	80	20
Aphanocapsa delicatissima	01483ZQ@BR[o	10	15	5
Synechocystis sallensis	01494ZQ@BK[o	1400	1000	20
Mersimopedia convolutus	01504ZQ@BK[o	30	45	5
Aphanoth. pulverulenta / minutissima	01512ZQ@BR[o	2	5	2
Rhabdogloea linearis	01523PQ@BK[5	6	15	6
Dactylococcopsis irregularis	01533PQ@BK[5	6	12	6
Dactylococcopsis raphidioides	01543PQ@BK[5	6	12	
Dactylococcopsis acicularis	01553PQ@BK[3	10	16	10
Synechocystis septendrionalis	01562PQ@BK[1	520		
Diverse gr. Chroococrophyceen	01984ZQ@BR[o	300	200	20
Div. Chroococrophyceen klein	01993PQ@BK[o	5	15	5
Div. Chroococrophyceen mittel	02003ZQ@BKo	30		15
<b>Hormogonale Blaualgen</b>				
Pleurocapsa sp	02014PF>BK[7			
Dermocarpa sp	02024PF>BK[7			
Chamaesiphon sp	02034PF>BK[9	35	50	10
Ch. polonicus	02044PF>BK[9			
Ch. incrustans	02054PF>BK[9			
Ch. fuscus	02064PF>BK[9			
Ch. curvatus	02074PF>BK[9	35	50	10
Pleurocapsa minor	02083PF>BK[7	5		
Anabaena sp	03014ZF>BR[1N	420	200	40
A. circinalis	03024zf>BR[1N+	720	290	70
A. flos-aquae	03034ZF>BR[1N+	150	82	50
A. oscillarioides	03044PF>BR[1N+			
A. planctonica	03054ZF>BR[1N	860	370	90
A. solitaria	03064ZF>BR[1N	860	370	90
A. spiroides	03074ZF>BR[1N	420	250	22
A. Levanderi	03084ZF>BR[1N			
Anabaenopsis sp	03094ZF>BK[1N			
Aphanizomenon sp	03104ZF>BR[5N	90	130	5
A. flos-aquae	03114zf>BR[5n+	70	60	5
A. gracile	03124ZF>BR[5N	25	38	5
Cylindrospermum	03134PF>BK[6N			
C. stagnale	03144PF>BK[6N			
C. majus	03154PF>BK[6N			
Nostoc sp	03164PF@BK[oN			
N. carneum	03174PF@BK[oN			
N. Kihlmani	03184PF@BK[oN			
N. rivulare	03194PF@BK[oN			
N. paludosum	03204PF@BK[oN			
N. Linckia	03214PF@BK[oN			
N. piscinale	03224PF@BK[oN			
N. pruniforme	03234PF@BK[oN			
Nodularia	03244PF>BK[6	3	11	

Name	Qualifier	Volumen	Fläche	fressbar
Lyngbya sp	03254PF>BK[6			
L. lacustris	03264ZF>BK[6	3	11	
L. limnetica	03272ZF>BR[5	3	11	
L. Hieronymusii	03284PF>BK[6			
L. Lagerheimii	03294PF>BK[6			
L. spirulinoides	03304PF>BK[6			
Microcoleus sp	03314PF>BK[6			
Oscillatoria sp.	03324ZF>BR[6	70	80	30
O. Agardhii	03334ZF>BR[6	69	55	50
O. brevis	03344PF>BK[6N	43	34	30
O. Borneti	03354PF>BK[6			
O. amphigranulata	03363ZF>BR[5	9	20	8
O. limnetica	03373ZF>BR[5	15	38	13
O. limosa	03384PF>BR[6	200	150	10
O. princeps	03394PF>BK[6O	300		
O. prolifica	03404ZF>BR[6	60	63	45
O. rubescens	03414ZF>BK[6	70	60	14
O. acuminata	03424PF>BR[6	90	88	20
O. Redekei	03434ZF>BR[6	35	70	15
O. splendida	03444PF>BR[6	37	59	17
O. tenuis	03454PF>BR[6	150	90	30
Phormidium sp.	03464PF>BK[6	4	8	4
Ph. mucicola	03474ZF@BK[6	3		
Ph. tenue	03484PF>BK[6			
Ph. autumnale	03494PF>BR[6O	40		
Pseudoanabaena sp	03503PF>BK[6	15	30	12
P. catenata	03512PF>BK[6	15	30	12
P. constricta	03523PF>BK[6	15		12
P. articulata	03533PF>BK[6	15	20	10
Schizothrix	03544PF@BK[5			
Spirulina	03554PF>BR[6	50	70	10
Sp. Jenneri	03564PF>BR[6O			
Sp. major	03573PF>BR[6			
Rivularia sp	03584PF>BK[6			
R. haematites	03594PF>BK[6			
Gloeotrichia sp	03604PF>BK[5			
Gl. echinulata	03614PF>BK[5N			
Calothrix sp	03624PF>BK[6			
Tolypothrix sp	03634PF>BK[6N			
T. tenuis	03644PF>BR[6N			
T. distorta	03654PF>BR[6N			
Petalonema sp	03664PF>BR[6N			
P. alatum	03674PF>BK[6			
Scytonema sp	03684PF>BK[6N			
S. myochrous	03694PF>BK[6N			
Microchaete sp.	03704PF>BK[6			
Plectonema sp	03714PF>BK[6N			
Anabaena spiroides Var. crassa	03724ZF>BR[1N	600	400	50
Osc. obliquacuminata	03733ZF>BR[6	10	15	8
O. Lauterbornii	03743zf>BR[6	17	25	7
Osc. acutiformis	03754ZF>BR[6	8		8
Anabaena lemmermannii	03764ZF>BR[6N	90		
Osc. trichoides	03774ZF>BR[6			

Name	Qualifier	Volumen	Fläche	fressbar
Pseudoanabaena galeata	03783ZF>BK[6	10		
Lyngbya contorta	03792ZF>BR[5	10		
Osc. chlorina	380	80		
Div. Hormog. gross	04984ZF>BR[6	300	250	50
Div. Hormog. mittel	04994ZF>BR[6	30	40	5
Div. Hormog. klein	05004ZF>BR[6	2	5	2
<b>Stigonematales</b>				
Stigonema sp	05014PF>BK[6N			
St. mamillosum	05024PF>BK[6N			
Hapalosiphon sp	05034PF>BK[6N			
H. fontinalis	05044PF>BK[6N			
Fischerella	05054PF>BK[6N			
Mastigocladus sp	05064PF>BK[6N			
<b>Chrysophyceae</b>				
Chromulina sp	06012AM~CK[1	110	120	100
Ch. rosanoffii	06022AM~CK[1	70	75	70
Ch. pseudosphaerica	06032AM~CK[1	2050	770	1800
Ch. crassa	06043AM~CK[1	1600	675	1500
Chrysococcus sp	06053AM~CK[1	370	240	330
Ch. rufescens	06063AM~CK[1	370	240	330
Kephyrion sp	06072AM~CK[0	70	90	50
K. ovum	06082AM~CK[0	60	80	50
Bicosoeca sp	06093pm~cr[10]	100	120	100
Pseudopedinella sp	06103AM~CK[3	820	500	550
P. erkensis	06113AM~CK[3	550	400	550
Erkenia sp.	06122AM~CR[7	50	70	50
Ochromonas sp	06133AM~CR[2	370	240	150
Uroglena sp.	06144AM@CR[3	100	100	70
U. volvox	06154AM@CR[1	620	410	310
U. botrys	06164AM@CR[1	112	120	70
U. americana	06174AM@CR[1	85	100	70
Chrysodendron	06184pm ck[3]O	120	120	100
Dendromonas sp	06194pm ck[3]O	125	150	100
Syncrypta sp.	06204AM@CK[1	420	360	100
Dinobryon sp	06214AM_CR[3	550	330	500
D. sertularia	06224AM_CR[3	550	330	500
D. sociale	06234AM_CR[3	550	330	500
D. cylindricum	06244AM_CR[3	550	330	500
d. divergens	06254AM_CR[3	550	330	500
D. bavaricum	06264AM_CR[3	550	330	500
D. pediforme	06274AM_CK[3	550	330	500
D. urceolatum	06283AM_CR[3	200	180	180
D. petiolatum	06293PM~CR[3	120	120	120
D. suecicum	06303PM~CK[3	150	140	120
D. marssonii	06313PM~CK[3	200	180	180
Chrysolykos sp	06323PM~CK[9	180	150	150
Epipyxis sp	06333PM~CK[3	350	290	100
Stokesiella sp	06343AM~CK[9	75	90	75
Pseudokephyrion sp	06353AM~CK[0	70	90	70
Mallomonas	06363AM~CK[2=	3200	1200	200
M. producta	06373AM~CK[2=	5500	1600	250
M. akrokomos	06383AM~CR[3=	560	420	450

Name	Qualifier	Volumen	Fläche	fressbar
<i>M. tonsurata</i>	06393AM-CK[3=	1400	680	100
<i>M. acaroides</i>	06403AM-CR[2=	3200	1200	200
<i>M. caudata</i>	06414AM-CR[3=	4800	1920	200
<i>M. longiseta</i>	06424AM-CK[2=	4500	1800	200
<i>Conradiella</i> sp.	06433AM-CK[3	1000	600	200
<i>Synura</i> sp	06444AM@CR[3=	1700	730	100
<i>S. uvella</i>	06454AM@CR[3=	1700	730	100
<i>Chrysosphaerella</i> sp	06464AM@CK[0=	870	490	200
<i>Ch. solitaria</i>	06474AM-CK[0=	550	320	200
<i>Spiniferomonas bourrellyi</i>	06483AM-CK[0=	60	75	60
<i>Spumella</i> (Syn. <i>Heterochromonas</i> )	06493AM-CR[0	550	300	400
<i>Amphirhiza epizootica</i>	06503PS]CK[2	170	160	170
<i>Mal. elongata</i>	06514AM-CR[3=	4000	600	400
<i>Ochromonas globosa</i>	06523AM-CR[0	100	140	100
<i>Dinobryon stipitatum</i>	06534AM_CK[3	550	330	200
<i>Ochromonas sphaerella</i>	06543am-ck[1	37	60	37
<i>Phaeaster aphanaster</i>	06553A	190		190
<i>Chrysolykos planctonicus</i>	06563Am,ck[3	50	100	30
<i>Ochromonas ornata</i>	06573am-cr[3	100	140	100
<i>Monochrysis parva</i>	06582A	12	30	12
<i>Chromulina microplankton</i>	06592AM-CR[3	7		
<i>Stylochrysalis</i>	06603AM-CK[3	75		75
<i>Stylochrysalis libera</i>	06613AM-CK[3	75		75
<i>Mallomonas Cysten</i>	06623PM-CK[2	600		
<i>Pseudokephyrion entzii</i>	06633Am-cK[0	85	100	85
<i>Pseudokephyrion. undulatum</i>	06643Am-CK[0	85	100	85
<i>Dinobryon crenulatum</i>	06654AM_CK[3			
<i>Chromulina minima</i>	06662AM-CR[3	6		6
<i>Chromulina pygmaea</i>	06672AM-CR[3	75		75
<i>Chromulina sphaeridia</i>	06682AM-CR[3	270		270
<i>Ochromonas nana</i>	06693AM-CR[0	10		10
<i>Ochromonas polychrysis</i>	06703AM-CR[0	230		230
<i>Ochromonas valesiaca</i>	06713AM-CR[0			
<i>Ochromonas verrucosa</i>	06723AM-CR[0	1500		
<i>Syncrypta volvox</i>	06734AM@CK[1			
<i>Chrysosphaerella longispina</i>	06744AM@CK[0=	420		420
Div. <i>Chryso Cysten</i>	06973p	600		
<i>Chrysoflagellaten klein</i>	06982AM-CR[0	100	120	100
<i>Chrysoflagellaten mittel</i>	06992AM-CR[0	700	450	700
<i>Chrysoflagellaten gross</i>	07003AM-CR[0	2500	1500	1500
<b>Rhizochrysidales</b>				
<i>Chrysidiastrum</i>	07013PS-CK[0	100	140	100
<i>Rhizochrysis</i> sp.	07023PS-CK[0	100	140	100
Div. <i>Rhizochrysidales</i>	07502PS,CK[7	100		
<i>Chrysocapsa</i>	07514PT@CK[0	1000	600	200
<i>Hydrurus foetidus</i>	07524PT@CK[0	250	200	10
<i>Naegeliella</i> sp	07534PT@CK[0	100	140	20
<i>Chrysocapsa planct.</i>	07544pt@ck[0	32		32
<i>Stichogloea</i> sp.	07704PT@CK[7			
<i>Bitrichia</i> sp.	07713PS-CK[3	100	120	100
<i>B. chodatii</i>	07723PS-CK[3	100	120	100
<i>Chrysamoeba</i> sp	07733PS-CK[3	250	150	
<i>Chrysamoeba microkonta</i>	07743PS-CK[3			

Name	Qualifier	Volumen	Fläche	fressbar
Chrysamoeba radians	07753PS~CK[3	250		
Chrysosphaera sp	776			
Chrysosphaera parvula	777			
Bitrichia longispina	07783PS~CK[3	100		
<b>Phaeothamniales</b>				
Phaeothamion	08014PF>CK[7	500	100	
Phaeoplaca sp	08024PF>CK[7	440	390	40
Ph. tallosa	08034PF>CK[7	440	390	40
<b>Craspedomonadophyceae</b>				
Monosiga	08513AM~CR[3]O	85	100	50
Diplosiga sp	08523AM~CR[3]O	250	200	120
Desmarella sp	08533AM_CR[2]O	370	240	170
Sphaeroeca sp	08543AM@CR[3]O	65	95	40
Sphaeroeca volvox	08553AM@CR[3]O	65	95	40
Codosiga sp	08563AM_CR[1]O	110	110	80
Salpingoeca sp	08573AM~CR[2]O	300	250	150
S. frequentissima	08583AM~CR[2]O	135	112	80
Diploeca sp	08593AM~CR[2]O	140	120	80
Stelexomonas	08603AM_CR[2]O	45	65	40
Astrosiga radiata	08613P]~CR[2]O	100		
Monosiga ovata	08623P]~CR[2]O	85		80
Monosiga varians	08633P]~CR[2]O	110		100
<b>Centr. Diatomeen</b>				
Acantoceras zachariasii (Attheya)	10014PQ~DK[5=	30000	17000	5000
Coscinodiscus sp	10023PQ~DK[6=	3500	1500	1500
Cyclotella sp	10033PQ~DR[6=	1350	550	500
C. atomus	10042PQ~DK[6=	120	120	120
C. bodanica	10053PQ~DK[6=	5400	1800	2000
C. catenata	10063PQ~DK[6=	510	250	500
C. radiosa Syn.comta	10073PQ~DR[6=	1350	550	1300
C. comensis	10083PQ~DK[6=	315	120	300
C. ocellata	10093PQ~DK[6=	450	220	400
C. operculata	10103PQ~DR[6=	675	320	600
C. glomerata	10112PQ~DR[6=	120	120	120
C. stelligera	10122PQ~DR[6=	60	50	60
C. klein (7 µm)	10132PQ~DR[6=	75	75	75
C. gross	10143PQ~DR[6=	3500	2000	2000
Aulacoseira Syn Melosira sp	10154PQ>DR[6=	1500	1600	500
M. varians	10164PQ>DR[6=	4600	1600	1000
M. binderana Syn St. binderanus	10174PQ>DK[6=	175	170	170
M. granulata	10184PQ>DR[6=	800	250	100
M. gran. angustissima	10194PQ>DR[5=	350	360	50
M. islandica	10204PQ>DK[6=	1500	100	150
M. isl. helvetica	10214PQ>DR[6=	400	240	300
M. italica	10224PQ>DR[6=	2200	1150	300
Rhizosolenia sp	10234PQ~DK[5=	1300	840	1000
Rh. longiseta	10244PQ~DK[5=	1300	840	1000
Stephanodiscus	10253PQ~DR[6=	90	80	90
St. klein (<7 µm)	10262PQ~DR[6=	50	50	50
St. mittel (7-15 µm)	10273PQ~DR[6=	450	190	350
St. gross	10283PQ~DR[6=	3100	800	1000
St. alpinus	10293PQ~DK[6=	3200	950	1200

Name	Qualifier	Volumen	Fläche	fressbar
St. hantzschii	10303PQ>DR[6=	200	150	200
St. astrea	10313PQ~DR[6=	9000	3000	3000
St. tenuis	10323PQ~DK[6=	1100	450	850
Chaetoceros sp	10333PQ~DK[5=	800	600	500
Cyclo. meneghiniana	10342PQ~DR[5=	300	300	250
St. minutulus / St. astrea Var min.	10353PQ~DR[5=	3500	2000	1500
Melos. arenaria	10363PQ>DR[6=	12500	5000	1500
Cyclotella kützingiana	10372PQ~DR[5	300	250	300
St. neoastrea	10383PQ~DR[5	9000	3500	200
St. parvus	10393PQ~DK[6=	70	140	70
St. medius	10403PQ~DK[6=	1250	600	800
Melos. ambigua	10414PQ>DK[6=	800	500	200
Cyclotella pseudostelligera	10424PQ~DK[5=	400	300	
Stephanocostis chantaicus	10434PQ~DK[5=	75		
Cyclotella cyclopuncta	10444PQ~DK[5=	90		
Centrales mittel	11983PQ~DK[6=	1500	750	400
Centrales klein	11993PQ~DR[5=	100	150	100
Centrales gross	12003PQ~DR[6=	1500	1000	350
<b>Pennate Diatomeen</b>				
Achnanthes sp	12014PQ~DR[2]=	200	150	20
Amphora sp	12023PQ~DK[2=	3000	2000	300
A. ovalis	12033PQ~DK[2=	3000	2000	300
Amphipleura sp	12044PQ~DK[3=	3000		300
A. pellucida	12054PQ~DK[3=	3000		300
Asterionella sp	12064PQ*DR[5=	450	800	350
A. formosa	12074PQ*DR[5=	450	800	400
A. gracillima	12084PQ*DR[5=	450	800	400
Achnanthes catenata	12094PQ~DR[2]=	50		
Caloneis	1210			
Campylodiscus	1211			
Fragilaria (Ceratoneis) arcus	12124PQ_DK[2=	1200		
Achnanthes minutissima	12134PQ~DR[2]=	50		
Cocconeis sp.	12144PQ]DR[2=	1300	1000	100
C. pediculus	12154PQ]DR[2=	1300	1000	100
C. placentula	12164PQ]DR[2=	1300	1000	100
Cymatopleura	12174PQ~DK[2=	11000	2300	100
C. solea	12184PQ~DK[2=	11000	2300	100
Cymbella sp	12193PQ~DR[4=	2000	1400	200
C. cistula	12203PQ~DR[4=	2200	1500	200
Diatoma sp	12214PQ_DR[5=	1100	900	500
D. elongatum	12224PQ*DR[5=	1100	960	500
D. hiemale	12234PQ_DR[6=	2400	3600	200
D. vulgare	12244PQ_DR[6=	5400	2000	200
Diploneis sp	12254PQ~DR[2=	3500		200
Epithemia sp	12264PQ~DK[5=	500	350	100
E. turgida	12274PQ~DK[5=	500		
Eunotia sp	12284P	1000		
Fragilaria sp	12294PQ_DK[5=	650	750	300
F. crotonensis	12304PQ_DK[5=	700	800	200
F. construens	12314PQ_DK[5=	500	400	250
F. capucina	12324PQ_DR[5=	360	480	180
F. virescens	12334PQ_DR[5=	1800	1200	200
F. pinnata	12344PQ_DK[5=	180	150	100

Name	Qualifier	Volumen	Fläche	fressbar
Frustulia sp	1235			
F. rhomboides	1236			
Gomphonema sp	12373PQ~DK[4=	1000	900	500
G. acuminatum	12383PQ~DK[4=	1000		300
G. angustatum	12393PQ~DK[4=	1000		300
Gyrosigma sp	12404PQ~DK[3=	8500	3000	850
Hantzschia sp	1241	800		
Meridion circulare	12424PQ~DK[2=	1600	1400	100
Navicula sp	12433PQ~DK[2=	300	250	150
N. cryptocephala	12443PQ~DR[3=	300	250	150
N. americana	12453PQ~DR[3=	300	250	150
N. pupula	12463PQ~DR[3=	200	200	200
N. cincta	12473PQ~DR[3=	200	200	120
N. rhynchocephala	12483PQ~DR[3=	400	400	170
N. gracilis	12493PQ~DR[3=	200		170
Neidium sp	12503PQ~DR[3=	500	350	350
N. iridis	12513PQ~DR[3=	500	350	350
Nitzschia sp	12523PQ~DR[3=	200	200	150
Nitz. acicularis	12533PQ~DR[3=	170	200	150
Nitz. angustata	1254			
Nitz. linearis	1255			
Nitz. dissipata	12563PQ~DR[3=	200	200	170
Nitz. recta	1257			
Nitz. palea	12583PQ~DR[3=	850	600	200
Nitz. sigmoidea	12594PQ~DK[3=	3200	2000	300
Nitz. actinastroides	12604PQ*DR[6=	150	180	50
Pinnularia sp	12614PQ~DK[2=	18000	3600	500
P. nobilis	12624PQ~DK[2=	18000	3600	500
P. gibba	1263			
P. microstauron	1264			
P. viridis	1265			
Pleurosigma sp	12664PQ~DK[3=	90000	16000	500
Rhopalodia sp	12674PQ~DK[3=	90000	16000	100
Rhoicosphaenia	1268	1300		
Stauroneis sp.	12694PQ~DK[3=	4000	1500	250
St. anceps	1270			
St. Phoenicenteron	1271			
Surirella sp	12724PQ~DK[2=	10000	4000	200
S. linearis	1273			
S. biseriata	1274			
Synedra sp	12753PQ~DR[5=	200	250	150
S. acus	12764PQ~DR[5=	950	1100	240
S. acus. angustissima	12774PQ~DK[5=	2400	2900	250
S. acus delicatissima	12784PQ~DK[5=	600	1000	200
S. acus radians	12794PQ~DK[5=	600	1000	200
S. ulna Danica	12804PQ*DK[5=	4800	6000	200
S. nana	12814PQ~DK[5=	120	200	100
S. capitata	12824PQ~DK[5=	22000	10000	200
S. cyclosum	12834PQ]DR[3=	600	780	300
S. berlinensis	12844PQ*DR[3=	200	250	150
Tabellaria sp	12854PQ*DK[5=	2200	2000	200
T. fenestrata	12864PQ*DK[5=	2200	2000	200
T. flocculosa	12874PQ*DR[6=	1400	700	150

Name	Qualifier	Volumen	Fläche	fressbar
<i>Cymbella ventricosa</i>	12883PQ~DK[3=	300	250	250
<i>Cymbella prostrata</i>	12893PQ~DK[3=	300	250	250
<i>Navicula radiosa</i>	12903PQ~DK[3=	200	250	200
<i>Navicula reinhardtii</i>	12913PQ~DK[3=	1000	900	250
<i>Cymbella Lanc.</i>	12923PQ~DK[3=	1000	700	250
<i>Cymbella helvet.</i>	12933PQ~DK[3=	1000	700	450
<i>Synedra minuscula</i>	12944PQ~DK[3=	100	100	100
<i>Synedra tenera</i>	12954PQ~DK[3=	730		350
<i>Synedra rumpens</i>	1296	500		
<i>Synedra osterfeldii</i>	1297			
Pennales klein	12983PQ~DK[3=	300	250	250
Pennales mittel	12993PQ~DK[3=	1000	500	
Pennales gross	13004PQ~DK[3=	2500	900	
<i>Denticula sp</i>	13014pq~DK[3=	1200		
<i>D. tenuis</i> (frei, gelöscht)	13024pq~dk[6= 1304	1200		
<i>Achnanthes subatomoides</i>	13054pq~dk[3=	90		
<i>Eunotia paludosa</i>	13034pq~dk[3=	240		
div. Diatomeen	14003PQ~DK[3=	1000	500	
<b>Haptophyceae</b>				
<i>Chrysidalis sp</i>	14013AM~CR[2	660	360	600
<i>Derepyxis sp</i>	14023AM~CR[2	370	250	350
<i>Pseudodendromonas</i>	14034PM_CK[2	150	150	
<i>Chrysochromulina</i>	14042AM~CR[0	40	60	40
<i>Cladomonas</i>	1405	70		
<b>Xanthophyceae</b>				
<i>Phacomonas</i>	15012AM~XK[1	150	140	140
<i>Stipitococcus sp</i>	15024PQ~XK[0	500	300	100
<i>Characidiopsis sp</i>	15034PQ]XK[3	250	200	20
<i>Pleurochloris sp</i>	15043PQ~XK[0	860	500	450
<i>Chloridella sp</i>	15053PQ~XK[0	250	200	200
<i>Monallantus sp</i>	15063PQ~XK[6	300	250	250
<i>Monodus sp</i>	15073PQ~XK[6	300	250	200
<i>Chlorocloster sp</i>	15083PQ~XK[2	750	500	500
<i>Pseudotetraedron</i>	15093PQ~XK[9	380	440	300
<i>Polyedriella sp</i>	15103PQ~XK[7	720	500	350
<i>Tetraedriella</i>	15114PQ~XK[7	1000	650	100
<i>T. spinigera</i>	15124PQ~XK[7	1500	850	100
<i>Pseudostaurastrum sp</i>	15134PQ~XK[9	1500	1100	150
<i>Goniochloris sp</i>	15143PQ~XK[7	200	150	180
<i>Isthmochloron sp</i>	15153PQ~XK[9	200	150	180
<i>I. lobulatum</i>	15164PQ~XK[9	400	1000	100
<i>Botrydiopsis sp</i>	15174PQ~XK[0	12000	3800	600
<i>B. arhiza</i>	15184PQ~XK[0	12000	3800	600
<i>Botryochloris sp</i>	15194PQ@XK[0	150	150	50
<i>Chlorobotrys sp</i>	15203PQ@XK[0	150	150	50
<i>Mischococcus sp</i>	15213PQ_XK[0	250	170	150
<i>Characiopsis sp</i>	15224PQ~XR[3]	800	550	250
<i>CH. subulata</i>	15234PQ~XK[3]	800	550	250
<i>Cha. longipes</i>	15244PQ~XK[3]	2500	1200	250
<i>Cha. aculeata</i>	15254PQ~XK[3]	5000	2500	250
<i>Centrictactus</i>	15263PQ~XK[5	1450	750	150

Name	Qualifier	Volumen	Fläche	fressbar
Ophiocytium sp	15274PQ~XK[5	3900	1500	50
Heterothrix sp	15284PF>XK[6	100	75	50
Bumilleria sp	1529			
Tribonema sp	15304pf>XK[6	425	425	
T. minus	1531			
T. vulgare	1532			
T. viride	1533			
Botrydium sp	1534			
Vaucheria sp	1535			
V. sessilis	1536			
Trachydiscus	1537			
Ellipsoideum sp	1538			
Gloeobotrys	1539	5000		
Nephrochloris incerta	1540			
Goniochloris mutica	1541	600		
Xantho klein	15973am~ik[o	90		
Xantho mittel	15983am~ik[o	300		
Xantho gross	15994ap~ik[6	1500	700	
<b>Dinophyceae</b>				
Amphidinium sp	17013AM~IK[oO	1300	700	1000
A. turicense	17023AM~IK[oO	1300	700	1000
Gymnodinium sp	17033AM~IK[o	1500	800	1000
	1704			
G. Lantzschii	17053AM~IR[o	1100	600	1000
G. helveticum	17064AM~IR[o	18000	4000	600
G. mirabile	1707	40000		
G. uberrimum	1708			
G. excavatum	1709			
Gyrodinium sp	1710			
Katodinium	1711			
Glenodinium	17124AM~IK[o	2500	2000	1000
G. edax	17134AM~IK[o	5000	2500	600
Hemidinium	1714			
H. nasutum	1715			
Glenodiniopsis sp	1716			
Cleistoperidinium	1717			
Peridinium sp	17184AM~IK[o	8000	2900	800
P. cinctum	17194AM~IK[o	25000	4800	1000
P. bipes	1720			
P. aciculiferum	17214AM~IK[o	15000	4000	500
P. willei	17224AM~IK[oO	25000	5000	1000
P. lomnickii	1723			
P. inconspicuum	17243AM~IK[oO	4500	1500	500
P. pusillum / umbonatum	17253AM~IK[oO	3000	1200	700
Peridiniopsis sp	17264AM~IK[o	15000	4000	1000
P. polonicum	1727			
P. Elpatiewskyi	17284AM~IK[o	12000	3000	1000
P. cunningtonii	1729			
P. penardi	1730			
Gonyaulax apiculata	1731			
Ceratium sp.	17324AM~IK[9	45000	10000	1000
C. hirundinella	17334AM~IK[9	45000	10000	1000
c. cornutum	1734			

Name	Qualifier	Volumen	Fläche	fressbar
C. furcoides	1735			
Cystodinium sp	1736			
Cystodineria sp	1737			
Phytodineria	1738			
Cysten Ceratium	17394PM~IK[9	40000	9000	400
Cysten Dino	17404PM~IK[9	10000	3000	100
Gymnodinium wawriake	17414AM~IK[oO	3500	2500	
Tetradinium	1742			
Woloszinskyia	1744	8000	2000	800
Kleine Zysten	1747	3000		
Div. Dino klein	17483AM~IR[o	1100	900	900
Div. Dino mittel	17493AM~IR[o	5000	1500	500
Div. Dino gross	17504AM~IK[o	20000	4000	200
	1751	7200		
<b>Cryptophyceae</b>				
Cryptomonas sp	20013AM~YR[2	2500	1100	2000
C. erosa	20023AM~YR[2	1500	900	1400
C. reflexa	20033AM~YR[2	2200	1400	2000
C. marssonii	20043AM~YR[2	2500	1100	1600
C. rostrata	20053AM~YR[2	4000	2000	400
C. tetrapyrenoidosa	20063AM~YR[2	3000	1600	1600
C. ovata	20073AM~YR[2	3400	1800	2500
C. Bütschlii	20083AM~YR[2	3000	1500	
C. pusilla	20092AM~YR[2	150	110	100
C. obovata	20103AM~YR[2	1600	1100	1500
C. rostratiformis	20114AM~YR[2-	6800	2700	1000
Chilomonas sp	20123AM~YR[2O	1300	800	1000
Cyathomonas truncata	20133AM~YR[2	300	300	300
Katablepharis sp	20142AM~YR[2O	200	180	200
K. ovalis	20152AM~YR[2	200	180	200
K. notonectoides	20162AM~YR[2	200	180	200
Sennia	2017			
Tetragonidium	2018			
Monomastix	2019			
Cryptochrysis sp	20202AM~YR[2	60	100	60
Rhodomonas sp.	20212AM~YR[2	150	140	150
R. lens	20223AM~YR[2	600	400	600
R. lacustris	20233AM~YR[2	180	150	170
R. minuta	20242AM~YR[2	120	120	120
R. min. nannoplankt.	20252AM~YR[2	100	110	100
Chroomonas sp	20262AM~YR[2	80	90	80
Chr. Nordstedtii	20273AM~YR[2	150	140	150
Ch. caudata	2028			
Ch acuta	2029			
Crypt. phaseolus	20303AM~YR[2	1500	1000	1200
Cryptaulax sp	20313AM~YR[2	400	200	200
C. rhomboidea	20323AM~YR[2	300	180	250
C. vulg.	20333AM~YR[2	300	180	250
Chilomonas cryptomonadoides	20343AM~YR[2	350	250	
Crypt. caudata	2035	800		
Cryptomonas gross	20983AM~yr[2	4000	1200	3000
Cryptomonas mittel	20973AM~yr[2	2500	1000	2000
Cryptomonas klein	20963AM~yr[2	1500	900	1500

Name	Qualifier	Volumen	Fläche	fressbar
Div. Crypto klein	20992AM~YR[2	300	180	300
Div. Crypto gross	21003AM~YR[2	1200	1000	1200
<b>Chloromonadophyceae / Raphidophyceae</b>				
Gonyostomum sp	22014AM~GK[8!	8000	2800	500
G. semen	22024AM~GK[8!	10000	3000	500
Vacuolaria sp	22034AM~GK[8!	25000	8000	500
V. virescens	2204	25000		
Merotricha sp	2205			
<b>Euglenophyceae</b>				
Astasia sp	23013AM~XR[8O	1700	950	1000
Colacium sp	23023PQ]XR[2	1800	100	10
C. calvum	2303			
Euglena sp.	23043AM~XR[8O"	3000	1600	1000
E. acus	23053AM~XR[3O"	2500	1500	1000
E. viridis	2306			
E. oxyuris	2307	60000		
E. mutabilis	2308			
E. gracilis	23093AM~XR[3O"	3900	1900	500
E. acutissima	2310			
Lepocinclis sp	2311	4500		
L. ovum	23123AM~XR[2O"1500.900.	1500	1000	1000
Menoidium sp	2313			
Phacus sp	23144AM~XK[9"	22000	8000	100
Ph. longicauda	23154AM~XK[9"	22000	8000	100
Ph. torta	23164AM~XK[9"	22000	8000	100
Ph. triqueter	23174AM~XK[9"	22000	8000	200
Strombomonas	23183AM~XR[1"	1800	900	1000
Trachelomonas	23193AM~XR[1"	1300	700	1000
T. volvocina	23203AM~XR[1"	1200	700	500
Phacus pleuronectes	23214AM~XR[9"	4000	1300	100
Phacus pyrum	23224AM~XR[9"	4000	1500	200
Trachelomonas hispida	23233AM~XR[0"	2400	1000	1000
Div. Euglena sp	23243AM~XR[2	500	400	400
Colacium simpl.	23253PM]XR[0	1800	1100	200
Trachelomonas aculeata	2326			
Trachelomonas furcated	2327			
Trachelomonas cylindricum	2328			
Urceolus	2329			
U. makroma.	2330			
Petalomonas	2331	3000	1000	500
Eugleno klein	23973am~Xr[8O	200		
Eugleno mittel	23983AM~xr[8O	1000		
Eugleno gross	23993AM~xr[8O	4000		
Diverse Eugleno	24003AM~XR[8	300	200	
<b>Peranemophyceae</b>				
Peranema sp	24013AM~XR[3O"	1600	900	1000
P. trichophorum	2402			
Anisonema sp	24033AM~XR[2O"	400	250	300
A. ovale	2404			
A. acinus	2405			
Entosiphon	2406			
E. sulcatum	2407			

Name	Qualifier	Volumen	Fläche	fressbar
Heteronema sp	2408			
<b>Prasinophyceae</b>				
Platymonas sp	25013AM~GR[0	700	420	650
P. cordiformis	2502			
Pyramimonas	25033AM~GK[2	2500	1500	1000
Nephroselmis	25043AM~GK[2	250	200	250
Paramastix conf.	25053AM~GK[2	350	250	300
Tetraselmis	25063AM~GK[2	700	500	500
Polyblepharides	2507			
Nephroselmis discoidea	25083AM~GR[2	300		
Diverse Prasinophyceae	2600	400		
<b>Chlorophyceae / Volvocales</b>				
Chlamydomonas sp	26013AM~GR[0	1500	1000	1000
Chl. minutissima	2602	40		
Chl. reinhardtii	26033AM~GR[1	700	420	700
Chl. globosa	2604			
Chl. gloeophila	2605			
Chl. stellata	26063am~gr[1	40	60	40
Carteria sp	26073AM~GR[1	700	400	700
C. cordiformis	26083AM~GR[1	2000	1200	1500
Chloromonas sp.	2609			
Chlorogonium sp	26103AM~GR[3	350	400	300
Ch. elongatum	2611			
Hyalogonium sp	2612			
Phacotus sp	2613	200		
P. lendneri	26143AM~GR[0	250	500	50
P. lenticularis	26153AM~GR[1	150	100	50
Pteromonas sp	2616			
P. angulosa	2617			
Haematococcus pluv.	2618			
Spondylomorom sp	2619			
Gonium sp	26203AM@GK[0	350	250	200
Pandorina sp	26214AM@GR[0	400	430	20
P. morum	26224AM@GR[0	400	430	15
P. smithii	26234AM@GR[0	450	430	15
P. unicocca	26244AM@GR[0	400	430	15
Eudorina sp.	26254AM@GR[0	300	300	20
E. elegans	26264AM@GR[0	300	300	20
E. unicocca	26274AM@GR[0	300	300	15
E. illinoisensis	2628			
Volvulina steinii	2629			
Volvox sp	26304AM@GK[0	80	95	1
V. globator	26314AM@GK[0	80	95	1
V. aureus	26324AM@GK[0	80	95	1
V. tertius	26334AM@GK[0	80	95	1
Gonium pectorale	26342AM~GR[1	400	250	60
Chlamydomonas tremula	26353AM~GR[0	400	350	400
Chlamydomonas lapponica	26363AM~GR[0	2000	1000	1000
	2637			
Volvocale klein	26382AM	100	100	100
Volvocale mittel	26393AM~GR[0	750	600	
Volvocale gross	26403AM~GR[0	3500	1500	

Name	Qualifier	Volumen	Fläche	fressbar
Coccomonas	26413AM~GR[o	800	200	
Chlamydomonas alter	26422AM	200		
Chloromonas ulla	2643			
Gonium sociale	26444AM	350		
Polytoma sp	2645	900		
Quadrichloris sp	2751	750		
Q.carterioides	2752	750		
<b>Chlorophyceae / Tetrasporales</b>	2753			
Asterococcus sp	28014PT@GK[o	1100	510	50
A. superbus	28024PT@GK[o	4000	1300	50
A. limneticus	28034PT@GK[o	900	500	50
Pseudosphaerocystis	28044PT\GK[o	250	190	60
Tetraspora sp	28054PT@GK[o]	150	140	15
T. lemmermanni	2806			
Paulschulzia sp	28074PT@GK[o]	250	150	10
Apiocystis braun.	28084PT@GK[o]	250	150	10
Placosphaera sp	2809			
Chlamydocapsa plankt.	28104PT\GK[o	200	150	20
Gloeococcus al.	2811			
<b>Chlorophyceae / Chlorococcales</b>				
Acanthosphaera sp	29014PQ*GR[3	1200		
Actinastrum sp	29024PQ*GR[3	300	600	50
Ankistrodesmus sp	29034PQ*GR[3	250	500	50
A. fusiformis	29044PQ*GR[3	120	250	50
A. falcatus	29054PQ*GK[3	300	600	50
A. bibraianus	29064PQ*GK[4	200	400	40
Ankyra sp	29074PQ~GR[3	150	300	50
A. ancora	29084PQ~GR[3	150	300	60
A. judayi	29094PQ~GR[3	150	300	70
A. lanceolata	29104PQ~GR[3	140	280	70
Botryococcus sp	29114PQ@GR[1	550	400	60
B. braunii	29124PQ@GR[1	550	400	60
Characium sp	29133PQ~GR[3]	400	400	10
Ch. lanceolatum	29143PQ~GR[3]	450	400	10
Ch. ornitocephalum	29153PQ]GR[3	500	450	10
Chlorella sp	29162PQ@GR[o	15	25	10
Ch. oocystoides	29172PQ@GR[o	20	30	20
Ch. vulgaris	29182PQ@GR[o	35	45	30
Chlorocystis sp	29193PQ@GR[o	50	70	30
Chlorococcum so	29203PQ@GR[o	50	70	30
Chlorolobium braunii	2921			
Closteriopsis sp	29224PQ~GK[5	1800	2000	50
Coccomyxa / Choriocystis	29234PQ\GR[3	180	200	10
Coelastrum sp	29244PQ@GR[o	200	200	30
C. cambricum	29254PQ@GR[o	200	200	20
C. microporum	29264PQ@GR[o	250	200	20
C. pseudomicroporum	29274PQ@GR[o	200	200	20
C. reticulatum	29284PQ@GR[7	200	200	20
C. proboscideum	29294PQ@GR[7	200	200	20
C. sphaericum	29304PQ@GR[o	300	300	30
C. asteroideum	29314PQ@GR[o	300	300	30
Coenochloris	29324PQ@GR[o	200	200	20

Name	Qualifier	Volumen	Fläche	fressbar
<i>C. helvetica</i>	29334PQ@GR[0	200	200	20
<i>Coenocystis</i> sp	29344PQ@GR[2	220	250	20
<i>Coronastrum</i> sp	29353PQ\GR[0	70	100	20
<i>C. ellipsoideum</i>	29363PQ@GR[0	70	100	20
<i>Crucigenia</i> sp	29373PQ<GR[7	150	100	50
<i>C. quadrata</i>	29383PQ<GR[7	90	100	40
<i>C. tetrapedia</i>	29393PQ<GR[7	60	80	35
<i>C. smithii</i>	29403PQ<GR[7	120	150	60
<i>Crucigeniella</i> sp	29414PQ<GR[2	250	250	50
<i>C. apiculata</i>	29424PQ<GR[2	250	250	25
<i>Desmatractum</i> sp	2943			
<i>Dicellula</i> sp	29444pq~gr[2	300	200	50
<i>Dictyosphaerium</i> sp	29454PQ@GR[0	250	200	90
<i>D. ehrenbergianum</i>	29464PQ@GR[0	250	200	90
<i>D. pulchellum</i>	29474PQ@GR[0	300	200	90
<i>D. tetrachotomum</i>	29484PQ@GR[0	200	200	80
<i>Eremosphaera</i> sp	2949			
<i>E. viridis</i>	2950			
<i>Eutetramorus</i> sp	29514PQ@GR[0	150	150	50
<i>E. fottii</i>	29524PQ@GR[0	150	150	50
<i>E. polycoccus</i>	29534PQ@GR[0	750	550	100
<i>E. planctonicus</i>	29544PQ@GR[0	300	250	80
<i>Fotterella</i> sp	29554PQ_GR[2	960	750	100
<i>Fusola</i> sp	29564PQ~GR[3	700	800	100
<i>Golenkinia</i> sp	29573PQ~GK[0	850	600	100
<i>Granulocystopsis</i>	2958			
<i>Hydrodictyon</i> sp	29594PQ~GR[5	1000	700	50
<i>Kirchneriella</i> sp	29603PQ~GR[4	180	180	100
<i>K. obesa</i>	29613PQ~GR[4	180	180	100
<i>K. lunaris</i>	29623PQ~GR[4	150	150	100
<i>Komarekia</i> sp	29634PQ@GR[0	200	200	20
<i>K. appendiculata</i>	29644PQ@GR[0	200	200	20
<i>Korshikoviella</i> sp	29654PQ~GR[3	100	120	70
<i>Lagerheimia</i> sp	29663PQ~GR[3	680	550	70
<i>L. ciliata</i>	29673PQ~GR[3	680	550	70
<i>L. longiseta</i>	29683PQ~GR[3	680	550	70
<i>Micractinium</i> sp	29693PQ@GR[0	170	150	50
<i>M. pusillum</i>	29703PQ@GR[0	170	150	50
<i>Monoraphidium</i> sp	29713PQ~GR[3	220	250	50
<i>M. contortum</i>	29723PQ~GR[3	50	150	50
<i>M. griffithii</i>	29733PQ~GR[3	150	200	50
<i>M. minutum</i>	29743PQ~GR[4	40	90	50
<i>Nephrochlamys</i>	2975			
<i>Nephrocytium</i> sp	29764PQ_GR[2	350	300	30
<i>N. agardhianum</i>	29774PQ_GR[2	350	300	30
<i>Oocystis</i> sp	29784PQ@GR[2	210	200	50
<i>O. crassa</i>	29794PQ@GR[2	800	600	50
<i>O. lacustris</i>	29804PQ@GR[2	150	150	20
<i>O. marsonii</i>	29814PQ@GR[2	450	350	50
<i>O. solitaria</i>	29824PQ@GR[2	800	600	50
<i>Oonephrys</i> sp	2983			
<i>Palmella</i> sp	29844PQ@GK[0	1000	700	50
<i>Pediastrum</i> sp	29854PQ<GR[7	350	300	50

Name	Qualifier	Volumen	Fläche	fressbar
P. tetras	29864PQ<GR[7	350	300	50
P. boryanum	29874PQ<GR[7	350	300	50
P. braunii	29884PQ<GR[7	200	200	50
P. duplex	29894PQ<GR[7	350	300	50
P. kawraiskyi	2990			
Planktosphaeria	29914PQ@GK[o	5000	1500	50
P. gelatinosa	29924PQ@GK[o	5000	1500	50
Quadrigula sp	2993			
Raysiella	29944PQ_GR[2	960	750	50
R. curvata	29954PQ_GR[2	960	750	50
Scenedesmus sp	29964PQ_GR[2	250	200	75
S. armatus	29974PQ_GR[2	250	200	75
S. acuminatus	29984PQ_GR[2	300	250	50
S. ecornis	29994PQ_GR[2	150	150	80
S. obtusus	3000	150	100	50
S. acutus	30014PQ^GR[2	250	200	
S. quadricauda	30024PQ_GR[2	250	200	50
Schroederia sp	30033PQ~GR[3	80	100	70
Schroederia setigera	30043PQ~GR[3	80	100	70
Sphaerocystis sp	30054PQ@DK[o	150	120	50
S. schroeteri	30064PQ@GK[o	150	120	50
Tetrachlorella	30074PQ_GR[2	600	450	50
T. alternans	30084PQ_GR[2	600	450	50
Tetraedron sp	30093PQ~GR[7	80	100	50
T. caudatum	30103PQ~GR[7	100	120	80
T. minimum	30113PQ~GR[7	70	90	60
Tetrastrum	30123PQ~GK[2	80	100	50
Treubaria	30133PQ~GK[7	50	40	40
T. triappendiculata	30143PQ~GK[7	50	70	40
Willea sp	30154PQ_GR[2	450	400	50
Chlorococcale. Cysten	30163PQ~GK[o	250	200	50
Div. Chlorococcales klein	30173PQ~GR[o	200	150	100
Div. Chlorococcales mittel	30183PQ~GR[o	750	600	350
Div. Chlorococcales gross	30193PQ~GR[o	3500	2500	700
Paradoxia multisetata	30203PQ~GR[2	300	400	200
Chlorella ellipsoideum	30212PQ_GR[o	50	80	50
Chlorella pyrenoidosa	30222PQ_GR[o	10	20	10
Siderocoelis ornata	30233PQ@GK[1	50	70	50
Lagerheimia genevensis	30243PQ~GRC2	400	300	200
Scenedesm.linearis	30254PQ_GR[2	250	200	200
Raysiella hemisphaerica	30264PQ\GR[2	200		50
Keratococcus succ.	30273PQ~GR[3	600	600	200
Korshikoviella graci.	30284PQ~GK[3	2100	1100	100
Didymocystis	30294PQ_GR[2	250	250	200
Korshikoviella lim	30304PQ~GK[5	350	200	50
Crucigeniella rect.	30314PQ@GR[3	250	150	50
Monoraph. circin.	30323PQ~GR[4	80	80	60
Westella botryoides	30334PQ_GR[1	230	150	50
Monoraphidium Skuja.	30343PQ~GR[4	45	80	35
Tetrastrum triang.	30353PQ_GK[7	30	60	30
Lagerheimia subsalsa	30364PQ_GR[2	400	200	40
Choriocystis komar.	30373PQ@GR[2	20	40	10
Fotterella tetrad	30384PQ_GR[2	960	500	90

Name	Qualifier	Volumen	Fläche	fressbar
Monoraphidium komarkova	30393PQ~GR[4	300	200	100
Monoraph. arcuatum	30403PQ	100	150	100
Coenocystis plankt.	30414PQ	340		
Monoraph. dybowskii	30423PQ	125		
Scened. arthrodesmiform.	3043			
Scened. denticulatus	3044			
Scened. dimorphus	30454PQ	250		
Scened. subspicatus	30464PQ@GR[3	150		
Didymocystis bicellularis	3047	80		
Choriocystis chodatii	30484PQ*GK[4	20		
Choriocystis sp.	30492PQ~GR[1	15		
Ankistrodesmus gracilis	30504PQ*GK[4	50		
Chlorella minutissima	30512PQ~GR[1	10		
<b>Chlorophyceae / Ulotrichales</b>				
Elakatothrix sp	31014PF@GR[3	200	250	50
E. gelatinosa	31024PF@GR[3	200	250	50
E. subacuta	31033PF@GK[3	120	150	70
E. genevensis	31044PF@GK[3	300	250	50
Koliella sp	31054PF~GK[5	600	1000	100
K. longiseta	31064PF~GK[5	850	1200	100
K. spirotaenia	31074PF~GK[5	1100	1500	100
Geminella sp	31084PF>GK[6	2000		
G. minor	31094PF>GK[6	2000		
Hormidium	31104PF>GK[6	170	150	50
Ulothrix	31114PF>GK[6	200	200	50
U. zonata	31124PF>GR[6	3000		
U. moniliformis	31134PF>GR[6	200	200	100
Raphidonema sp	3114	35		
Microspora sp	3115	600		
M. amoena	3116			
Binuclearia	3117			
Planctonema	3118			
Stichococcus bac.	31193PF>GR[5	50	70	50
Ulothrix subconstricta	31204PF>GR[6	600	300	100
Ulothrix variab.	31214pf>GR[6	250	200	100
Ulothrix amphigranulata	3122			
Div. Ulotrichales	3200			
<b>Chlorophyceae / restliche Ordnungen</b>				
Prasiola fluv.	3201			
Enteromorpha int	3202			
Chaetosphaeridium sp	3301			
Draparnaldia sp	3302			
D. glomerata	3303			
Stigeoclonium sp	3304			
St. tenue	3305			
Chaetophora sp	3306			
Ch. incrassata	3307			
Ch. elegans	3308			
Trentepohlia sp	3309			
T jolithus	3310			
Cylindrocapsa sp	3311			
Coleochaeta sp	3312			

Name	Qualifier	Volumen	Fläche	fressbar
C pulvinata	3313			
C. scutata	3314			
<b>Conjugatophyceae Desmidiiales</b>				
Gonatozygon sp	3401			
Hyalotheca	3402			
H. dissilens	3403			
Desmidium sp	3404			
D. swartzii	3405			
Sphaerososma sp	3406			
Penium sp	3407			
Closterium sp	34084PQ~JK[4	1500	1500	100
C. acutum	34094PQ~JR[5	650	700	150
C. acutum Var.	34104PQ~JR[3	550	600	100
C. cynthia	34114PQ~JR[4			
C. striolatum	34124PQ~JK[5			
C. limneticum	34134PQ~JK[5	1500	1500	100
C. pronum	34144PQ~JK[5	4500	2000	100
C. gracile	34154PQ~JK[5	6500	2800	100
C. setaceum	34164PQ~JK[3	2500	2000	100
C. kuetzingii	34174PQ~JK[3	2500	2000	100
C. aciculare	34184PQ~JK[5	6500	3500	100
C. acerosum	34194PQ~JK[4			
C. leibleinii	34204PQ~JK[4	2500		
Pleurotaenium sp	3421	1800000		
P trabecula	3422			
Euastrum sp	3423			
E. didelta	3424			
E. oblongum	3425			
Tetmemorus sp	3426			
T. laevis	3427			
Micrasterias sp	3428			
M truncata	3429			
M. rotata	3430			
M. denticulata	3431			
M. crux-melitensis	3432			
Xanthidium sp	3433			
Arthrodesmus sp	3434	1500		
Cosmarium sp	34353PQ~JR[0	2500	2500	250
C. depressum Var Planct.	34363PQ~JR[0	1200	1500	250
C. subcostatum	34373PQ~JR[0	2500	2000	200
C. subprotumidum	34383PQ~JR[0	2500	2000	250
C. reniforme	34393PQ~JR[2	5000	3500	250
C. difficile	34403PQ~JK[7	1000	1100	300
Staurastrum sp	34414PQ~JK[7	15000	8000	500
St. pingue	34424PQ~JK[7	12000	8000	500
St. cingulum	34434PQ~JK[7	15000	8000	500
St. seabaldi ornatum	34444PQ~JK[7	15000	8000	500
St. tetracerum	34454PQ~JK[7	10000	7000	500
St. gracile	34464PQ~JK[7	10000	7000	500
St. messikomeri	34474PQ~JR[5	10000	7000	500
Bambusina sp	3448			
B. brebissonii	3449			500
Staurastr. lunatum	34504PQ~JK[7	12000		500

Name	Qualifier	Volumen	Fläche	fressbar
St. paradoxum	34514PQ~JK[7	12000		
Actinotaenium cucurb.	3452	2500		
Arthrodesmus incus	3453	1500		
Closterium ehrenb.	34544PQ	90000		
Clost. incurvum	3455			
Clost. moniliferum	34564PQ	30000		
Staurastrum aculeatum	3457			
Staur. alternans	3458			
Staur. furcigerum	3459			
Staur. lunatum Var.	34604PQ	12000		
Spondylosium sp	34613PQ>JK[6	1000		100
Sp. planum	34623PQ>JK[6	680		90
Staurastrum johnsonii	34634PQ~JK[7	12000		
Staurastrum planctonicum	34644PQ~JK[7	12000	8000	500
Diverse Dsmidiaceen	35994PQ~JK[7	2000	1500	200
<b>Conjugatophyceae / Zygnematales</b>				
Zygnema sp	3601			
Spirogyra sp	3602			
Mougeotia sp	36034PF>JK[5	1100	1000	100
M. viridis	36044PF>JK[5			
M. gracillima	3605			
M. thylespora	36064PF>JK[5	1500	1000	100
<b>Oedogoniophyceae</b>				
Oedogonium sp	3801			
O. bohemicum	3802			
Bulbochaeta sp	3803			
B. mirabilis	3804			
<b>Siphonocladales</b>				
Dichotomosiphon	3901			
Sphaeroplea annulina	3902			
Cladophora sp	3903			
C. fracta	3904			
C. glomerata	3905			
Pithophora sp	3906			
Rhizoclonium sp	3907			
div. Nannoplankter	49982AM~	40	40	40
U-Algen	49991PQ~	1	4	1
Diverses	5000	50	60	50
Div. Flag.	50012A	110	110	110
Monas sp.	5002			

## 12.6 Mikroskopische Abbildungen

### 12.6.1 Goldalgen und Kieselalgen



Mallomonas acaroides, Fragilaria und Asterionella



Mallomonas caudata

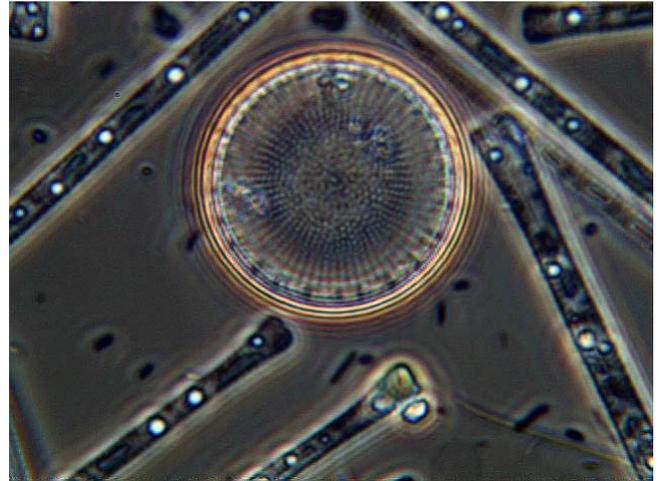


Stephanodiscus astrea und Aulacoseira sp.

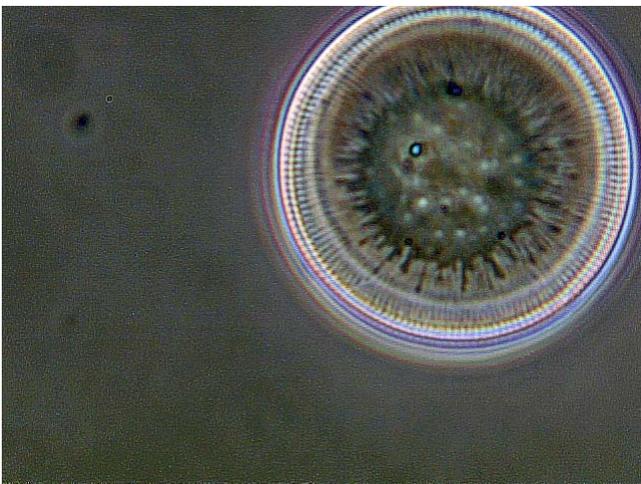
## 12.6.2 Kieselalgen



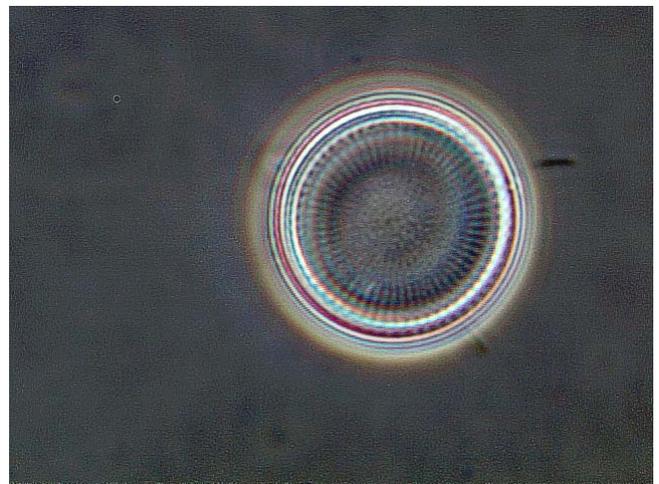
Cyclotella radiosa



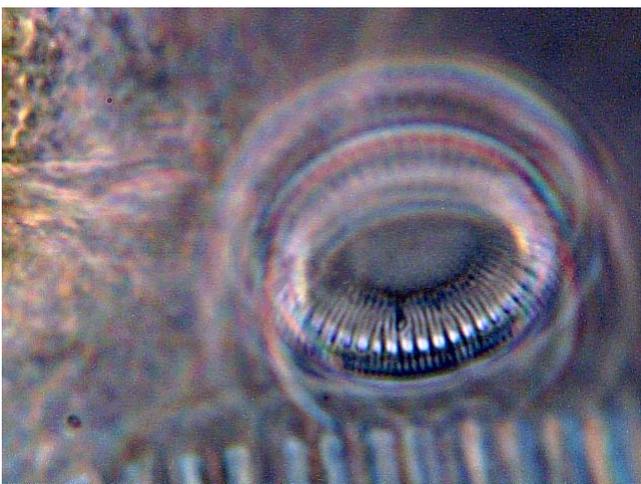
Stephanodiscus astrea



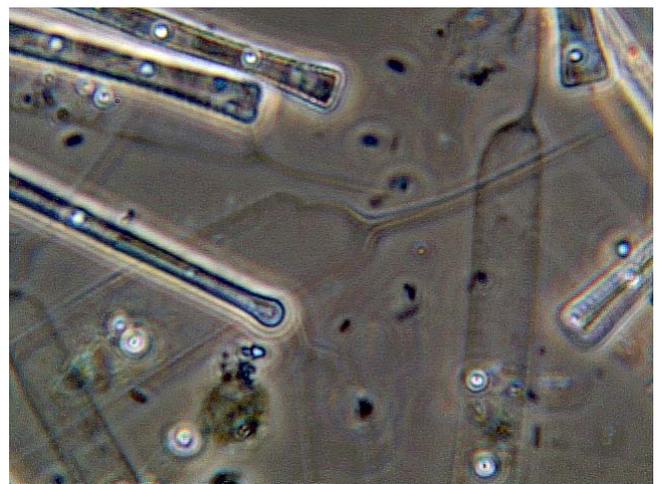
Cyclotella Kützingiana



Stephanodiscus alpinus

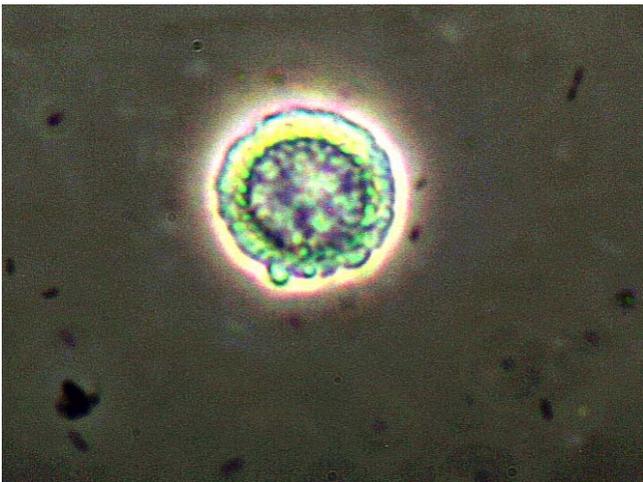


Cyclotella bodanica

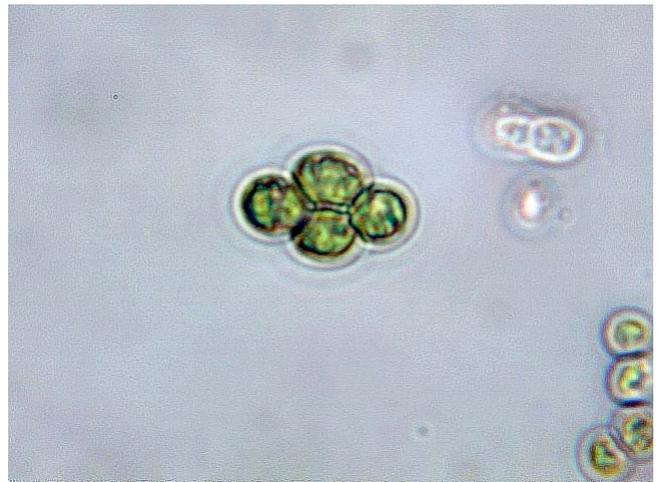


Rhizosolenia eriensis Var. morsa

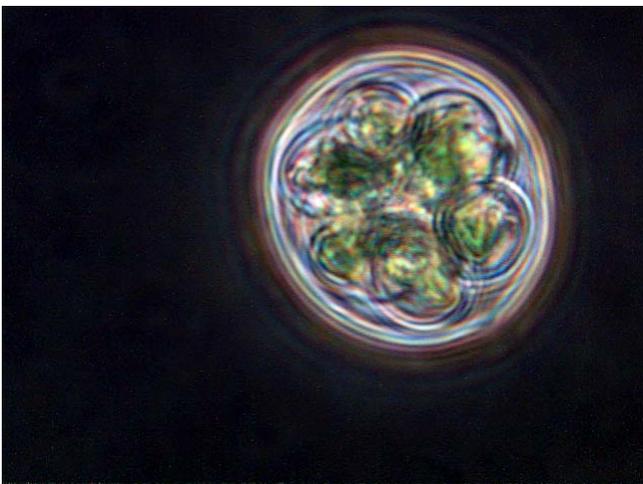
12.6.3 Chlorophyta (Grünalgen)



Phacotus mit Kalkschale



Tetrastrum glabrum



Oocystis sp.



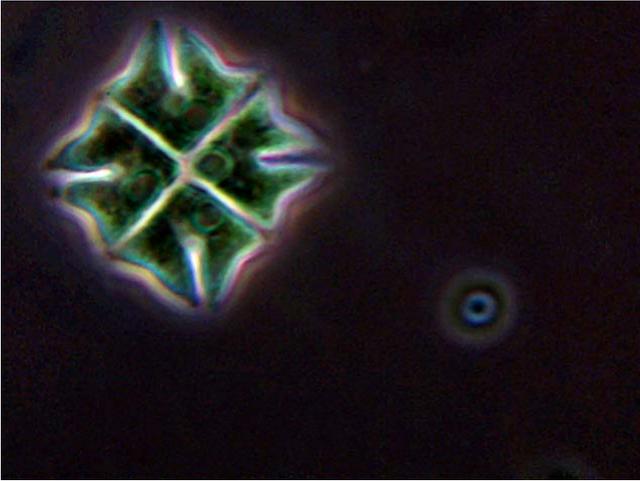
Pediastrum simplex



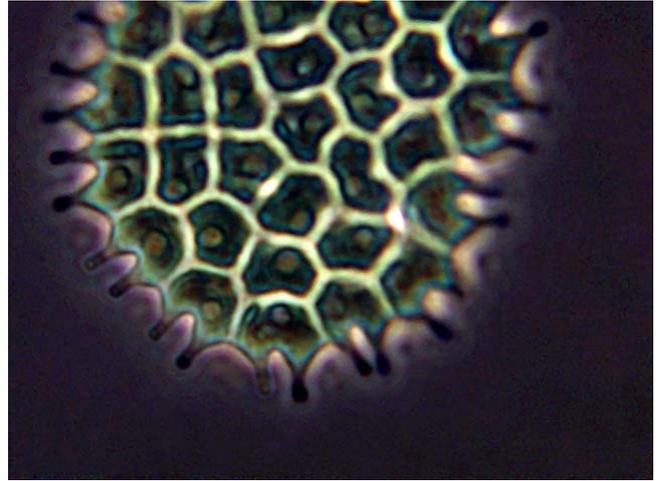
Eudorina cylindrica



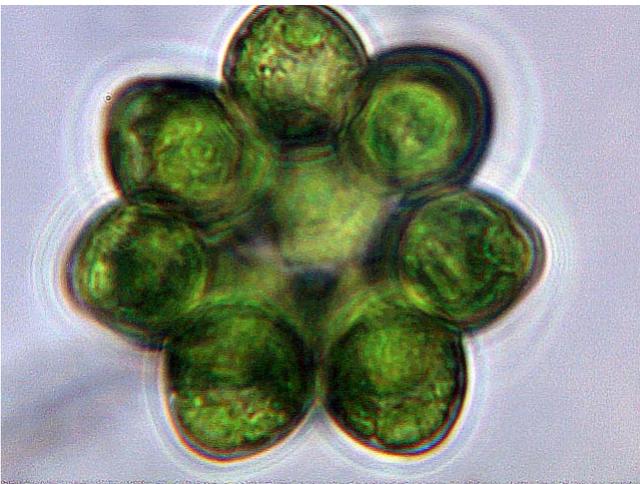
Elakatothrix



Pediastrum tetras



Pediastrum boryanum

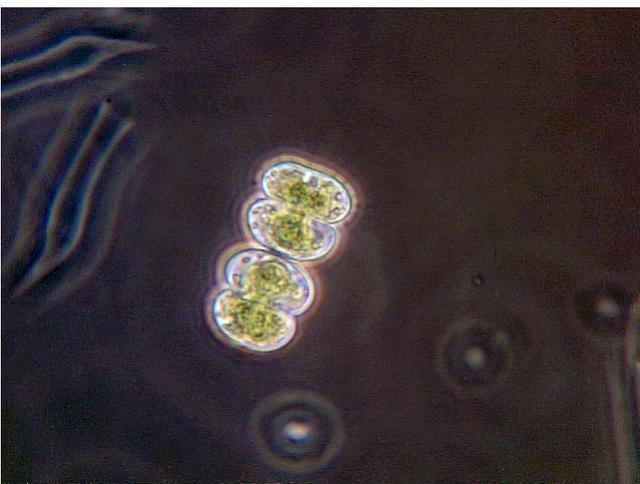


Coelastrum astroideum

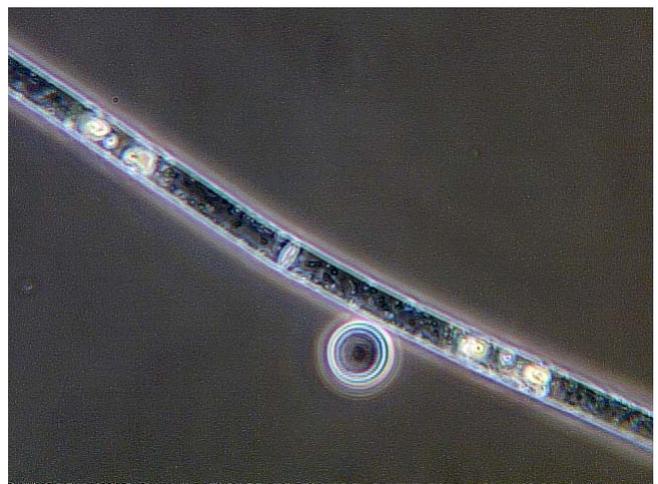


Coelastrum microporum

#### 12.6.4 Chlorophyta (Jochalgen)



Cosmarium (Jochalge)



Mougeotia (Jochalge)

## 12.6.5 Dinophyta (Panzerflagellaten)



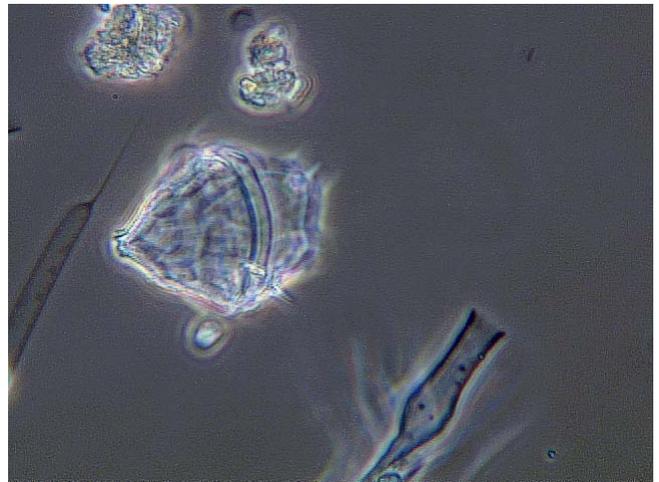
Peridinium Rückenansicht



Ceratium



Peridinium Bauchseite



Peridiniopsis



Peridinium seidl. Ansicht von unten



Peridinium cinctum. Ansicht vom Apex

## 12.6.6 Protozoa (Wurzelfüssler)



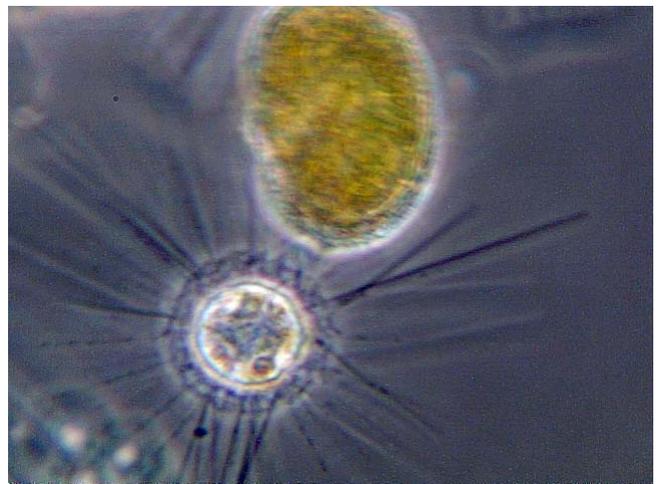
Acanthocystis (Heliozoa)



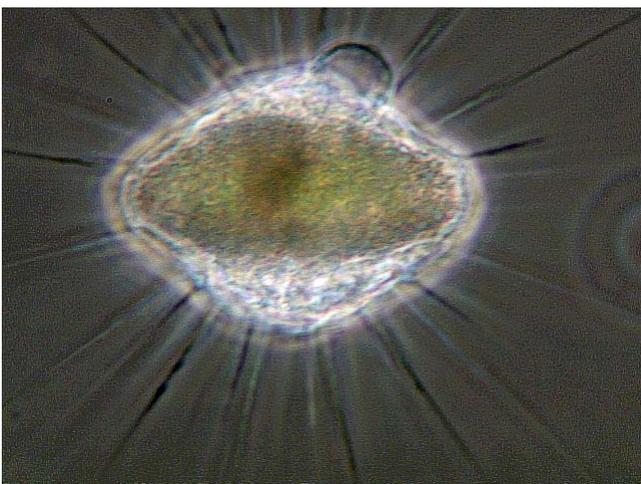
Rhaphidocystis (Heliozoa)



Actinophrys (Heliozoa)



Rhaphidocystis (Heliozoa)



Actinophrys mit gefressenem Coleps



Astramoeba

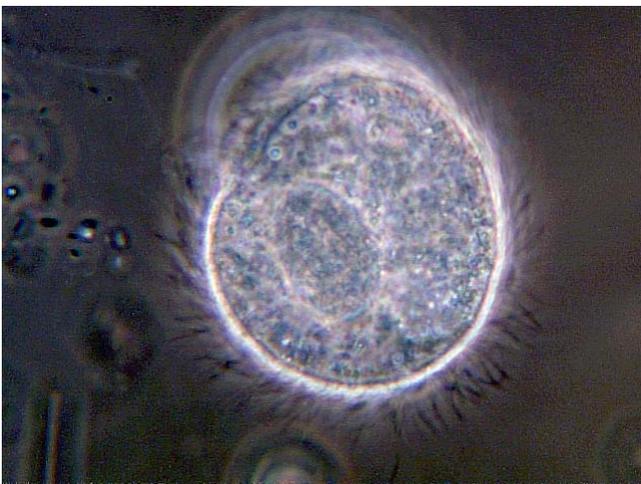
12.6.7 Protozoa (Wimpertiere) / Mollusca (Muschellarve)



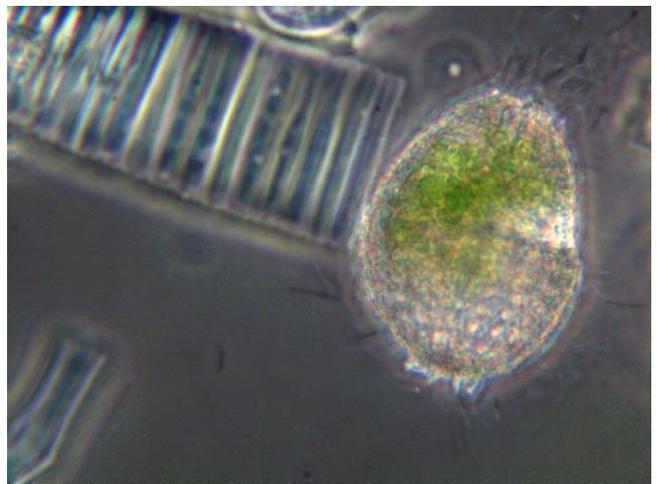
Vorticella



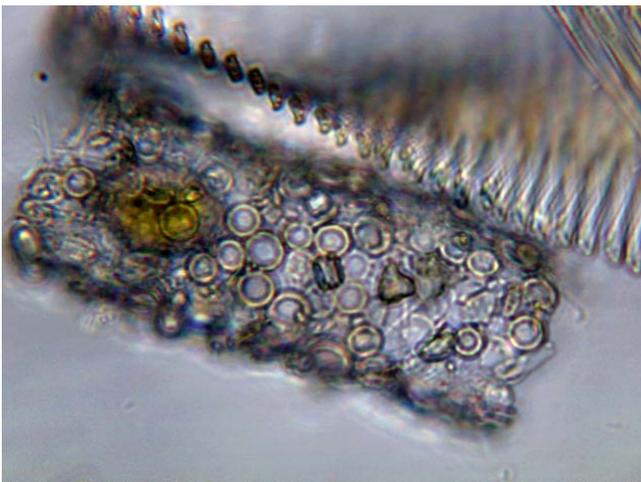
Tintinnopsis



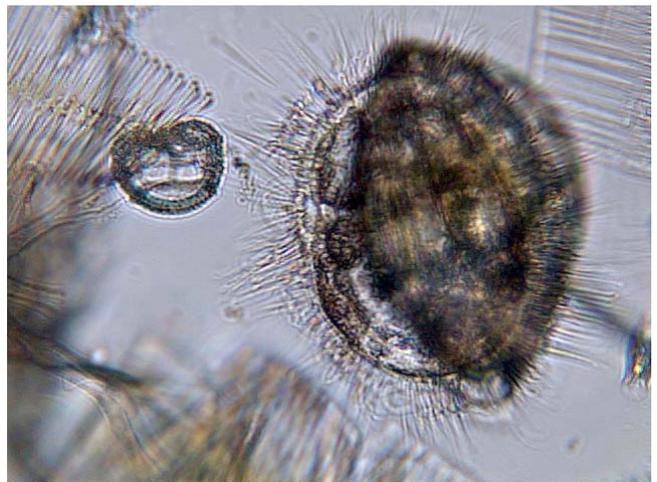
Strombidium



Coleps



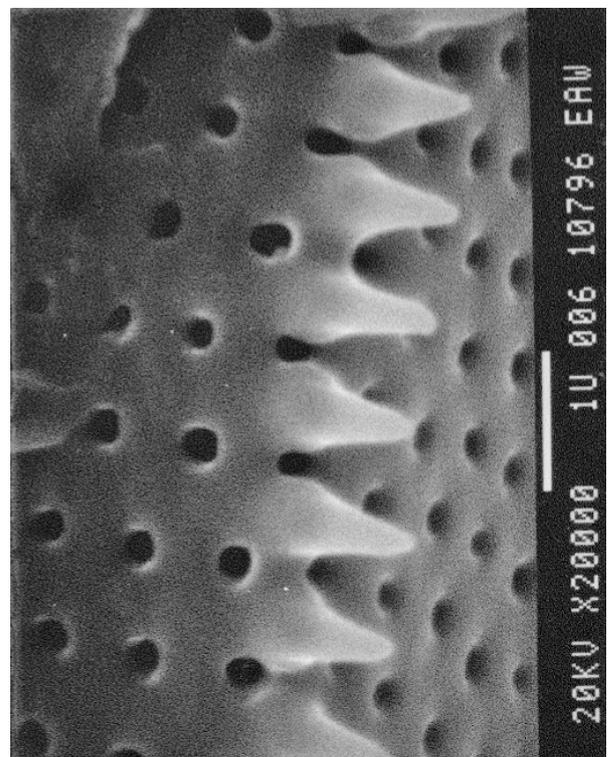
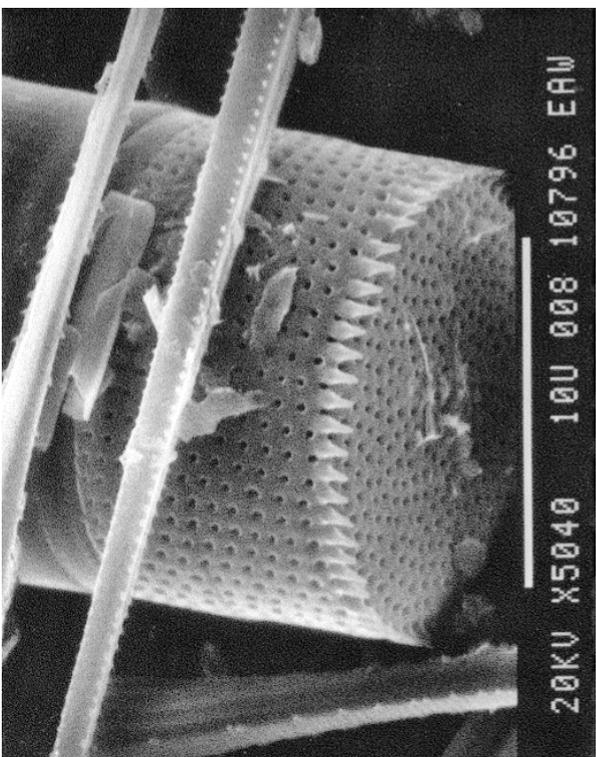
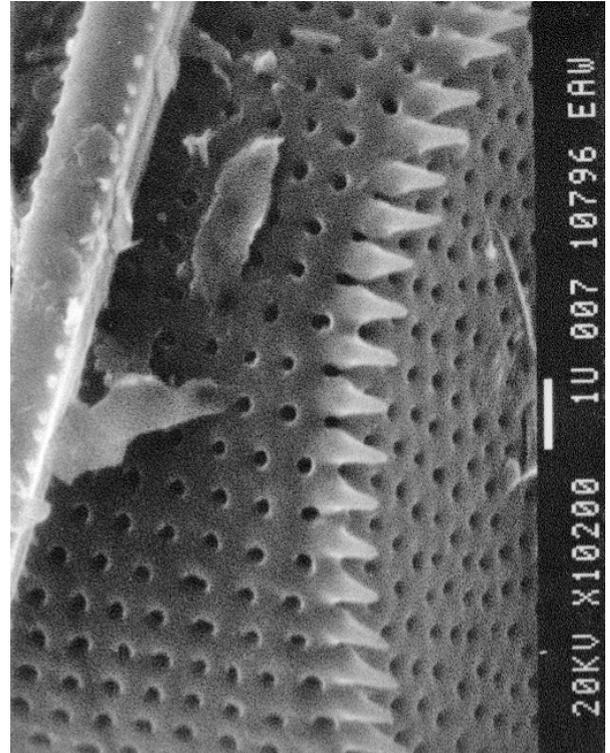
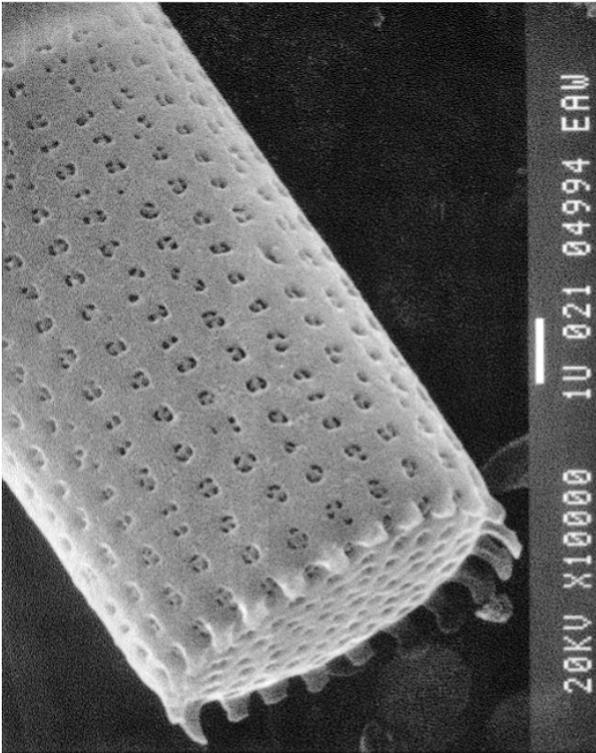
Tintinnidium



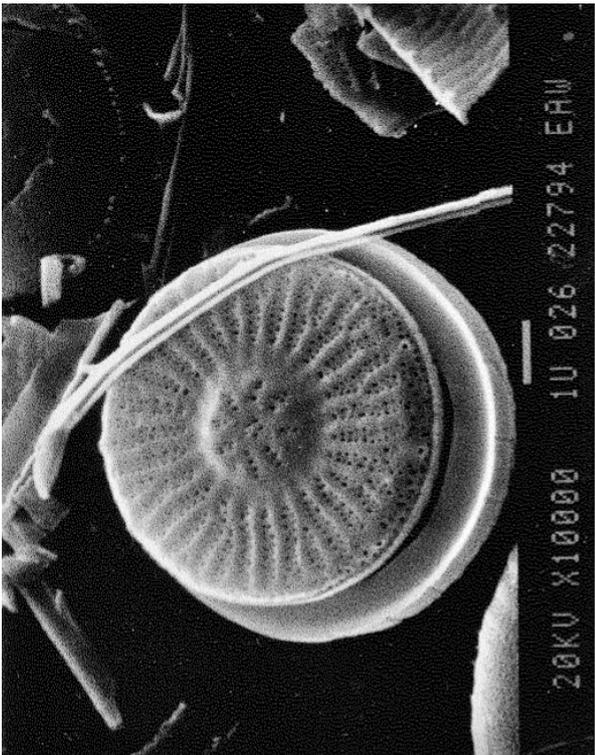
Mollusca: Dreissena-Larve

## 12.7 Elektronenoptische Abbildungen

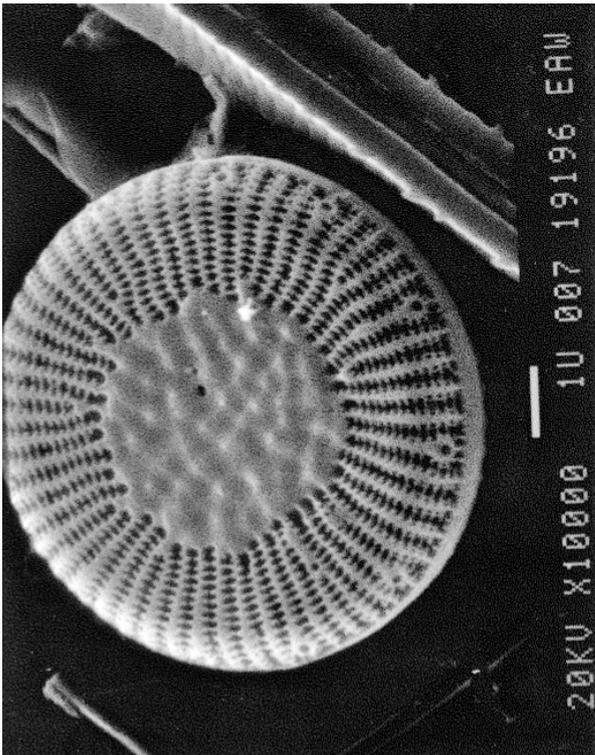
### 12.7.1 Kieselalgen



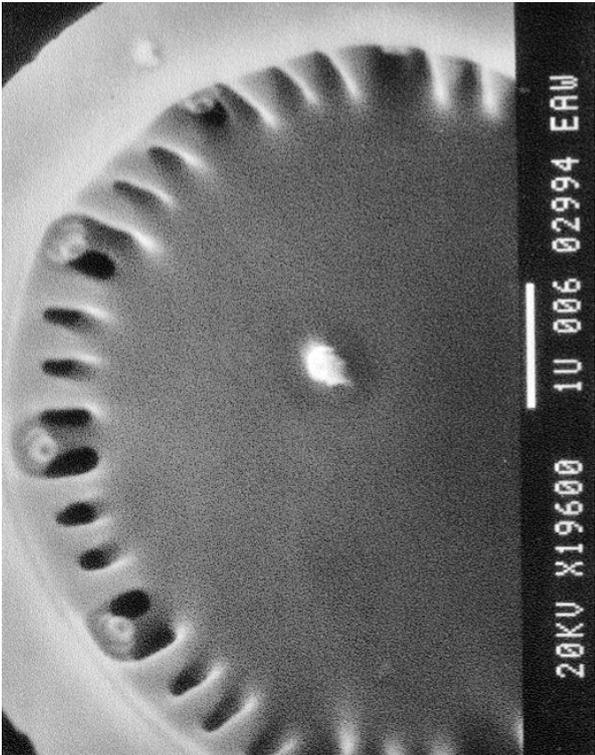
Verschiedene Ansichten von *Aulacoseira ambigua*



Cyclotella stellata



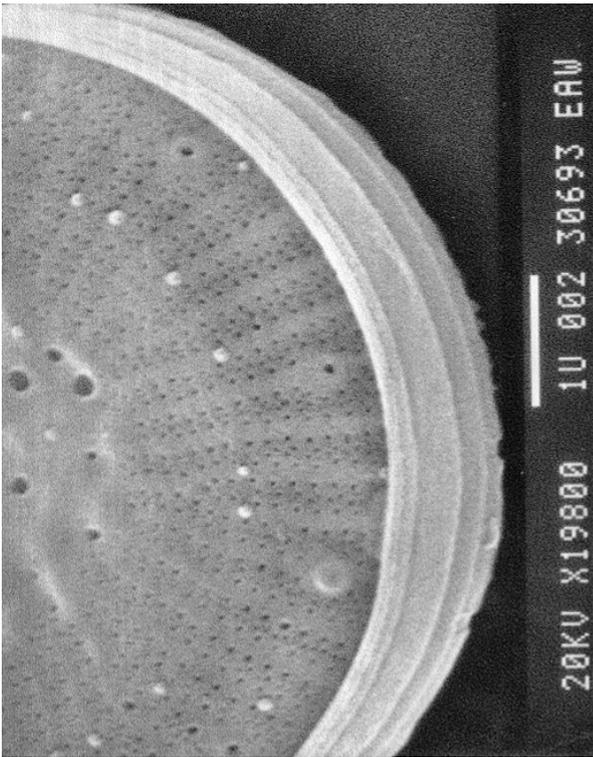
Cyclotella cyclopuncta



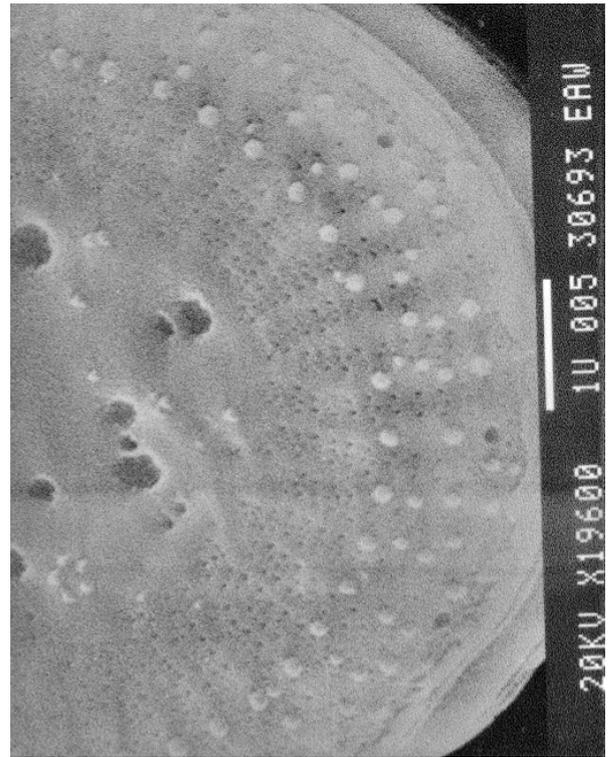
Cyclotella comensis



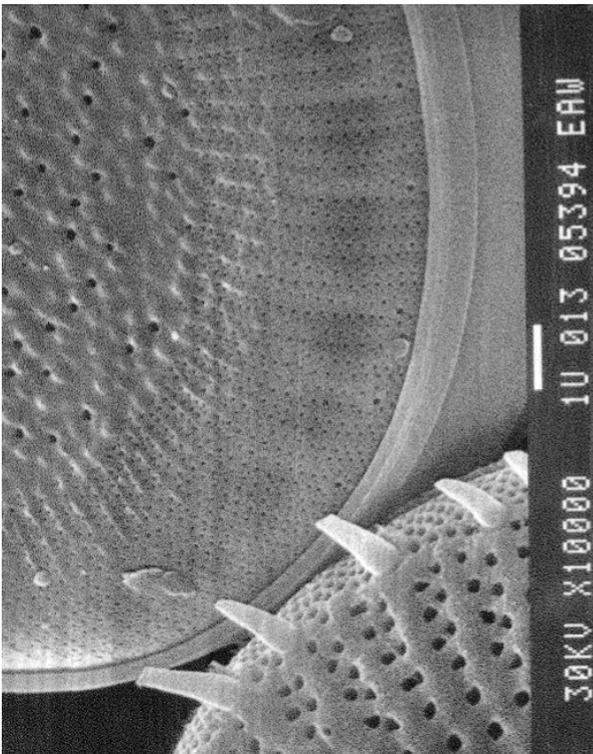
Cyclotella cyclopuncta



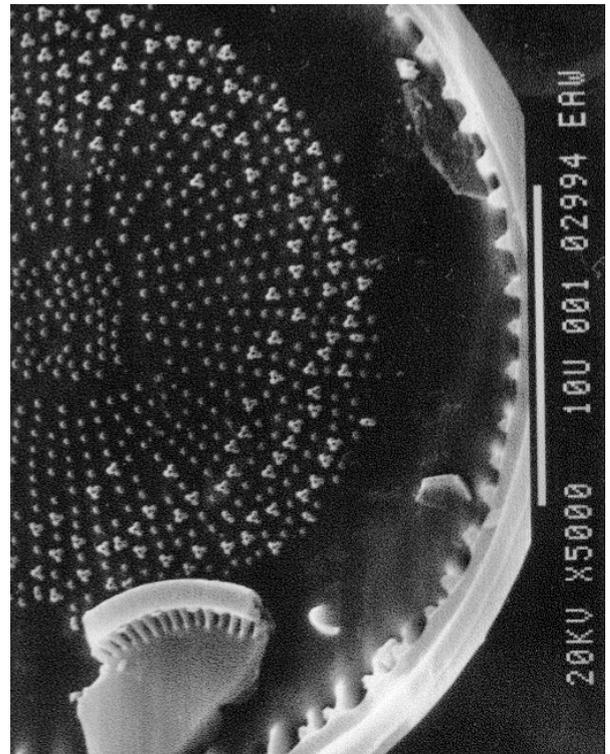
*Cyclotella radiosa*



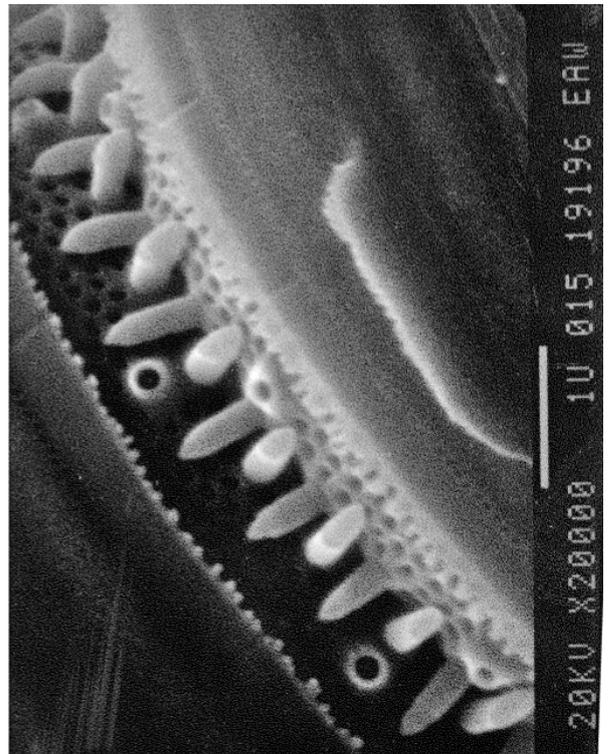
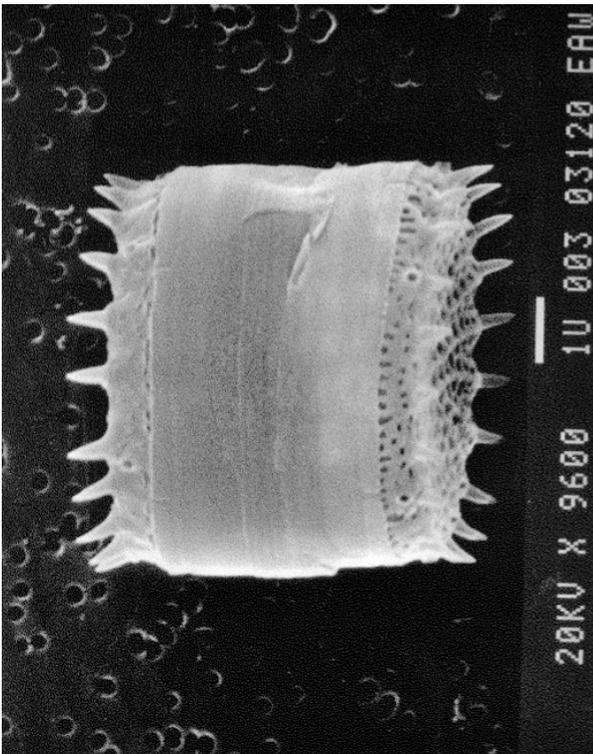
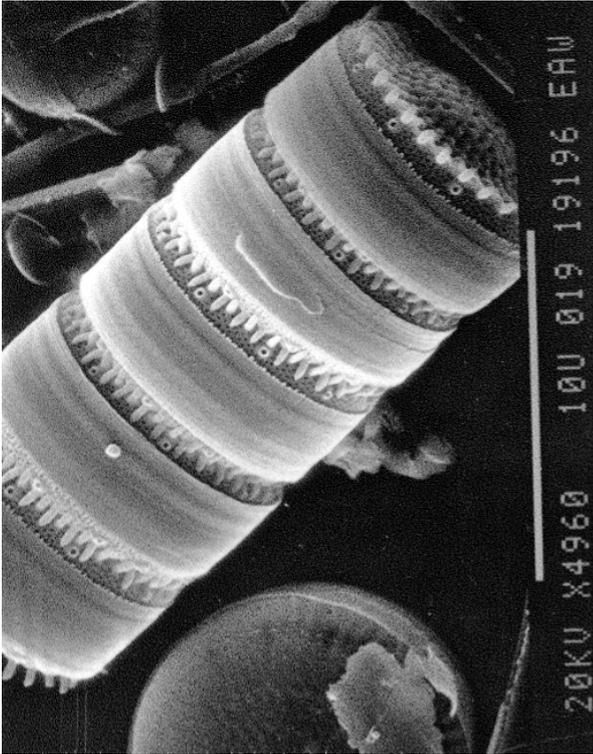
*Cyclotella comensis*



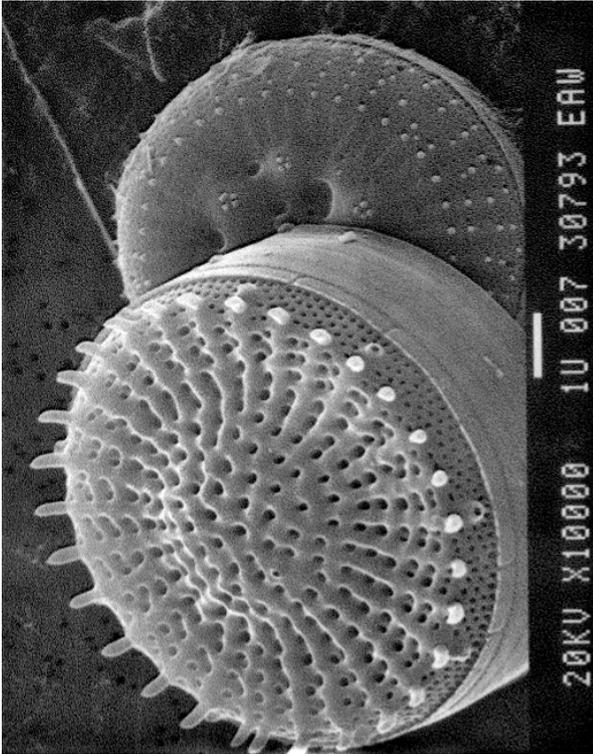
*Cyclotella radiosa*



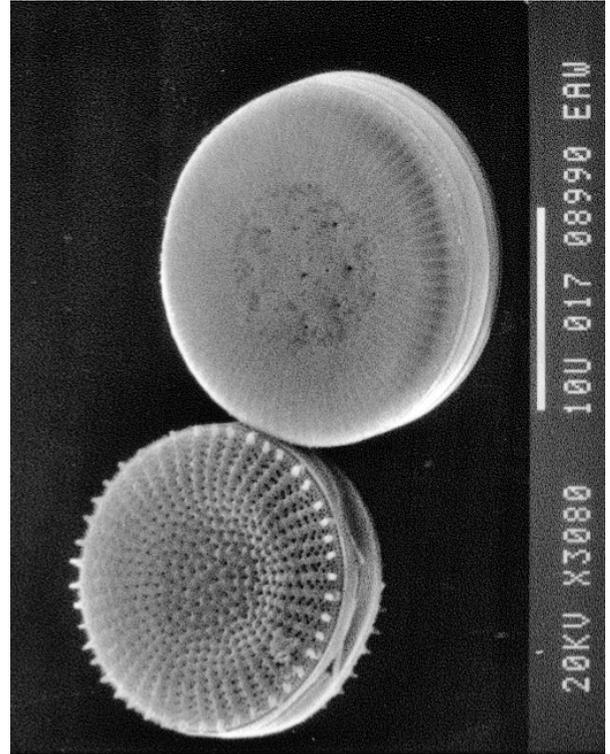
*Cyclotella bodanica*



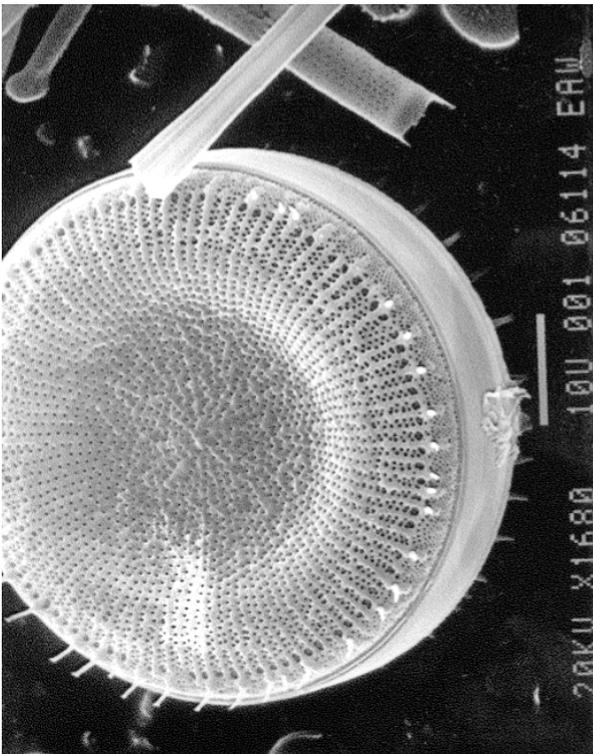
Verschiedene Ansichten von *Stephanodiscus hantzschii* (kettenbildend)



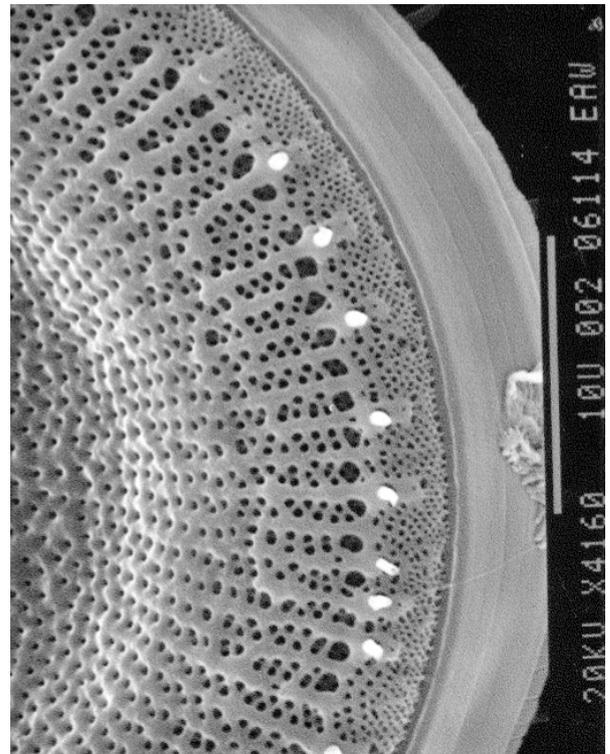
Stephanodiscus parvus



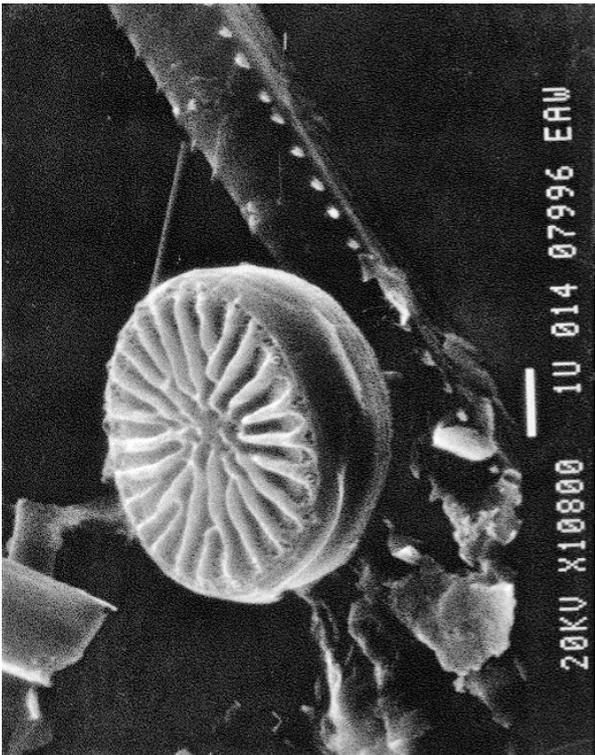
Stephanodiscus alpinus



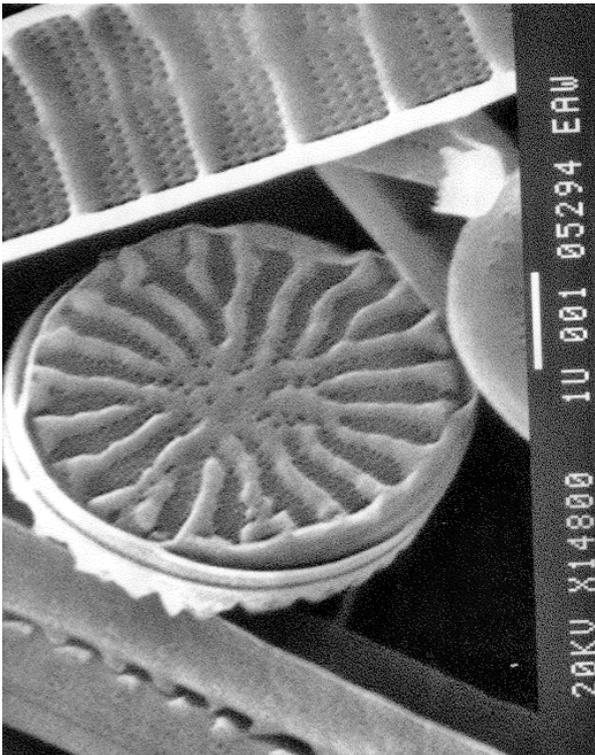
Stephanodiscus astrea



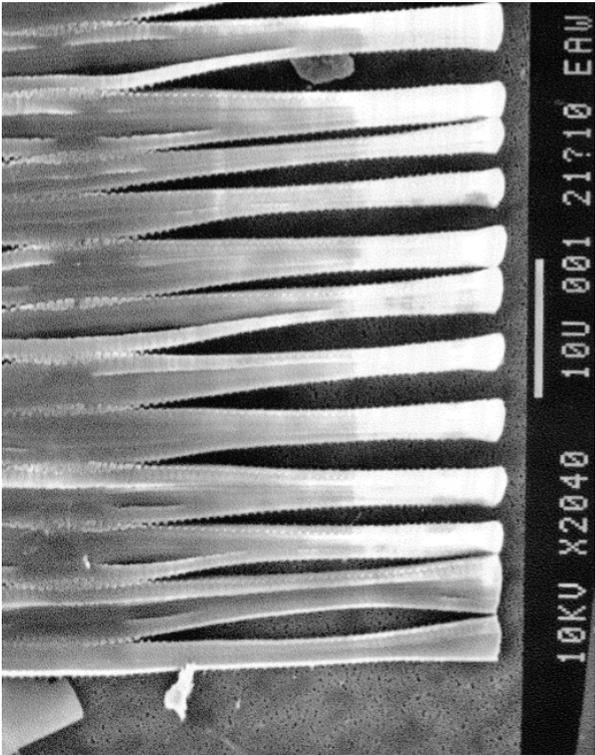
Stephanodiscus astrea



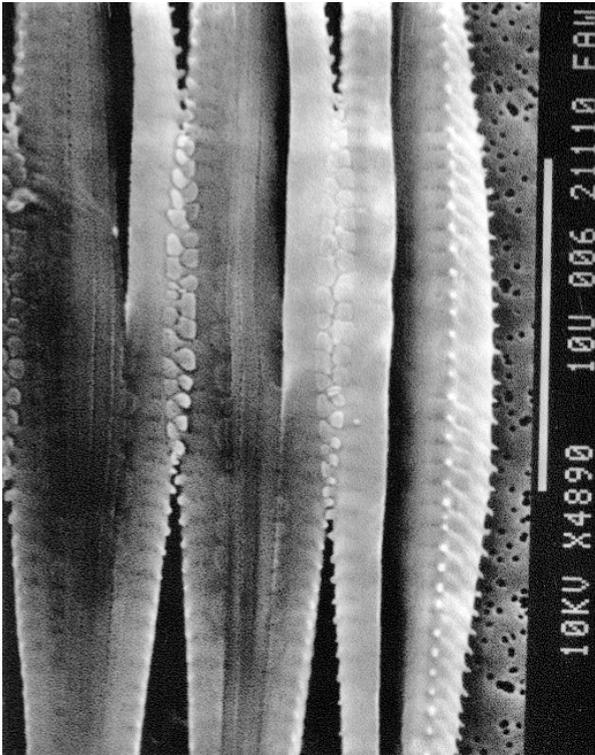
Stephanocostis Chantaicus



Stephanocostis Chantaicus

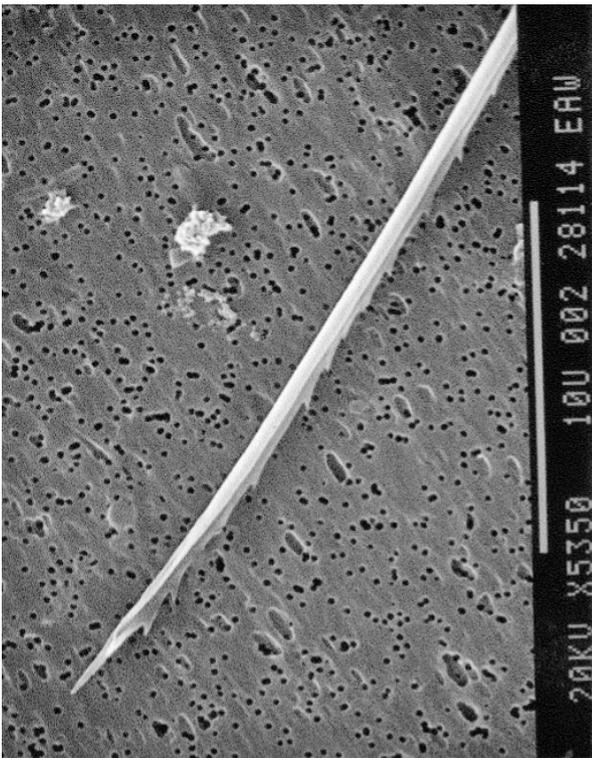


Fragilaria crotonensis

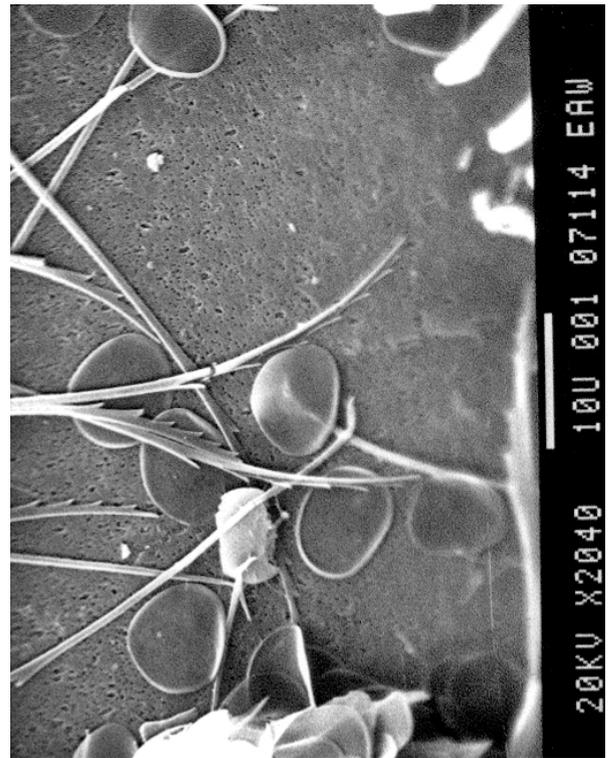


Fragilaria crotonensis

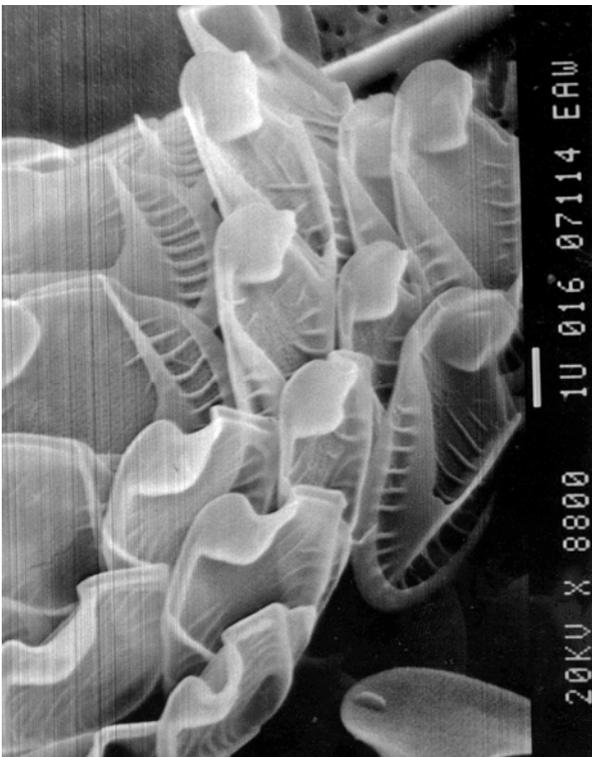
## 12.7.2 Schuppen und Nadeln von Goldalgen



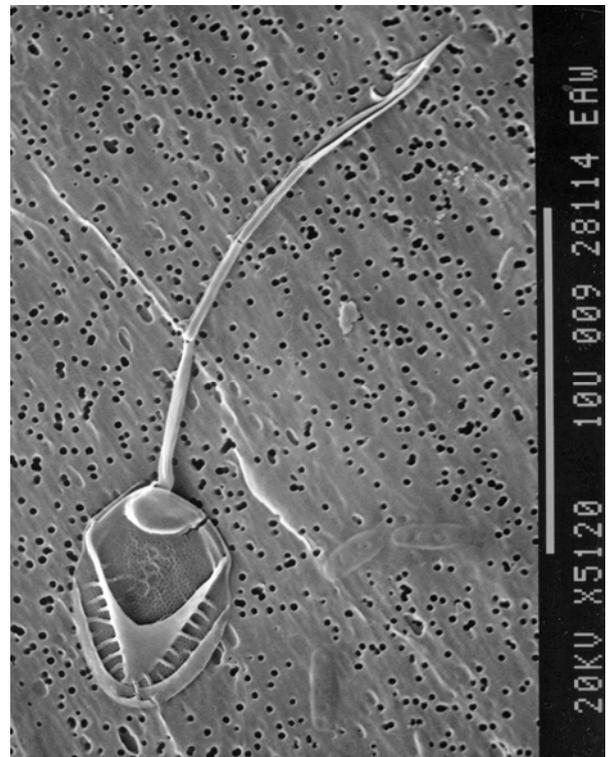
Mallomonas caudata



Mallomonas caudata



Mallomonas acaroides



Mallomonas acaroides (Helmborsten)

