



# Die saisonale Planktonsukzession im Königssee

**Impressum:**

Nationalpark Berchtesgaden  
Forschungsbericht 36/1997

Herausgeber:

Nationalparkverwaltung Berchtesgaden, Doktorberg 6,  
D-83471 Berchtesgaden, Telefon 0 86 52/96 86-0, Telefax 0 86 52/96 86 40,  
im Auftrag des Bayerischen Staatsministeriums  
für Landesentwicklung und Umweltfragen

# Inhaltsverzeichnis

## Die saisonale Planktonsukzession im Königssee von Till Barthelmeß

<b>1</b>	<b>Einleitung</b>	<b>7</b>
<b>2</b>	<b>Material und Methoden</b>	<b>11</b>
2.1	Königssee	11
2.2	Probennahme: Methoden und Intervalle	13
2.3	Abiotische Parameter	13
2.3.1	Temperatur, Leitfähigkeit und Schichtungsparameter	13
2.3.2	Fehlerabschätzung der Temperatur- und Leitfähigkeitsmessungen	15
2.3.3	Nährstoffe	18
2.3.4	Meteorologische Daten	18
2.4	Sichttiefe ( $Z_s$ ) und euphotische Tiefe ( $Z_{eu}$ )	18
2.5	Biotische Parameter: Fixierung, Aufbereitung und Zählung	18
2.5.1	Phytoplankton	18
2.5.2	Autotrophes Picoplankton (APP)	19
2.5.3	Bakterien	19
2.5.4	Heterotrophe Nanoflagellaten (HNF)	19
2.5.5	Ciliaten	19
2.5.6	Rotatorien	19
2.5.7	Crustaceen	20
2.6	Berechnung flächenbezogener Abundanzen	20
2.7	Biomasseberechnung	22
2.7.1	Phytoplankton	22
2.7.2	Autotrophes Picoplankton (APP)	22
2.7.3	Bakterien	23
2.7.4	Heterotrophe Nanoflagellaten (HNF)	23
2.7.5	Ciliaten	23
2.7.6	Rotatorien	23
2.7.7	Crustaceen	24
2.8	Biomasse-Größenspektren	24
2.8.1	Bakterien und Autotrophes Picoplankton (APP)	25
2.8.2	Phytoplankton, Heterotrophe Nanoflagellaten (HNF) und Cladoceren	25
2.8.3	Ciliaten, Rotatorien und Copepoden	26
2.9	Anteile freißbarer Partikel	26
2.10	Produktionsabschätzung	26
2.10.1	Phytoplankton und Autotrophes Picoplankton (APP)	27
2.10.2	Bakterien	27
2.10.3	Heterotrophe Flagellaten	28
2.10.4	Ciliaten	28
2.10.5	Rotatorien	28
2.10.6	Crustaceen	28
2.11	Statistik	29

<b>3.</b>	<b>Ergebnisse</b>	29
3.1	Abiotische Parameter	29
3.1.1	Jahreszeitlicher Temperaturverlauf	32
3.1.2	Elektrische Leitfähigkeit	32
3.1.3	Vertikaler Temperaturverlauf und Stratifikation	32
3.1.4	Wärmeinhalt, sommerlicher Wärmegewinn, Stabilität, Windarbeit und Gesamtarbeit	33
3.1.5	Inverse Temperaturschichtung	38
3.1.6	CTD-Profile: Problematik vertikaler Meßabstände	38
3.1.7	Nährstoffe	39
3.1.8	Sichttiefe und euphotische Tiefe	40
3.2	Phytoplankton (incl. APP)	41
3.2.1	Gesamtbiomasse Phytoplankton	41
3.2.2	Bacillariophyceae	46
3.2.3	Chrysophyceae	51
3.2.4	Chryptophyceae	51
3.2.5	Cyanophyceae (incl. APP)	56
3.2.6	Dinophyceae	56
3.2.7	Chlorophyceae	57
3.2.8	Zygnematophyceae	58
3.2.9	Prasinophyceae und Haptophyceae	58
3.2.10	Anteile freißbarer Phytoplankter	58
3.3	Bakterien: Abundanz und Biomasse	62
3.4	Heterotrophe Nanoflagellaten: Abundanz und Biomasse	62
3.5	Ciliaten: Abundanz und Biomasse	68
3.5.1	Größenvermessungen und Biomasseberechnung	68
3.5.2	Gesamtbiomasse und Gesamtabundanz	68
3.5.3	Prostomatida	70
3.5.4	Oligotrichida	75
3.5.5	Haptorida	76
3.5.6	Hymenostomatida	76
3.5.7	Suctorida, Scuticociliatida und Peritrichida	76
3.6	Rotatorien: Abundanz und Biomasse	83
3.6.1	Größenvermessungen und Biomasseberechnung	83
3.6.2	Gesamtbiomasse und Gesamtabundanz	84
3.6.3	Synchaetidae	92
3.6.4	Brachionidae	93
3.6.5	Filiniidae	97
3.6.6	Gastropodidae	97
3.6.7	Verschiedene Rotatorien-Familien	97
3.7	Crustaceen: Abundanz und Biomasse	102
3.7.1	Gesamtbiomasse und Gesamtabundanz	102
3.7.2	Copepoden	102
3.7.3	Cladoceren	110
3.8	Planktongesellschaft	113
3.8.1	Gesamtbiomasse der Planktongesellschaft	118
3.8.2	Gesamtabundanz der Gruppen	122
3.8.3	Kriterien der Phaseneinteilung	123
3.8.4	Entwicklung wichtiger Parameter nach Phasen	124
3.8.5.1	Kontinuität der Biomasse-Größenspektren	127
3.8.5.2	Steigung der Regressionsgeraden der Biomasse-Größenspektren	127



3.8.5.3	Reduzierte Biomasse-Größenspektren	130
3.8.5.4	Biomasse-Größenspektren funktioneller Gruppen	131
3.8.5.5	Saisonale Änderungen der Steigungen der Biomasse-Größenspektren	134
3.8.5.6	Größenabhängigkeit der saisonalen Variabilität der Biomasse pro Größenklasse	137
3.8.6	Entwicklung der Anteile freißbarer Partikel nach Phasen	137
<b>4</b>	<b>Diskussion</b>	<b>138</b>
4.1.	Abiotische Parameter	138
4.1.1	Temperatur, Wärmeinhalt und Stratifikation	138
4.1.2	Sichttiefe und euphotische Zone	142
4.1.3	Nährstoffe und elektrische Leitfähigkeit	142
4.2	Biotische Parameter	144
4.2.1	Sukzession der Planktongesellschaft, das PEG-Modell	144
4.2.1.1	Frühjahrsblüte im Königssee	147
4.2.1.2	Zusammensetzung des herbivoren Zooplanktons	147
4.2.1.3	Übergang von der Frühjahrs- zur Sommerphase (Klarwasserstadium) im Königssee	154
4.2.1.4	Verhältnis von auto- und heterotrophen Organismen	154
4.2.1.5	Sommerphase im Königssee	159
4.2.1.6	Herbst- und Winterphase im Königssee	160
4.2.1.7	Phaseneinteilung – Vergleich mit dem Bodensee	161
4.2.2	Biomasse und Produktivität	161
4.2.2.1	Phytoplankton; Änderungen im Arteninventar gegenüber 1978–1980	166
4.2.2.2	Bedeutung mikrobieller Gruppen	169
4.2.2.3	Bakterien und Flagellaten	171
4.2.2.4	Herbivore Gruppen (Ciliaten, Rotatorien und Crustaceen)	172
4.2.2.4.1	Ciliaten: und Trophiegrad	174
4.2.2.4.2	Ciliaten: das potentielle Nahrungsangebot	174
4.2.2.4.3	Rotatorien: Änderungen im Arteninventar	177
4.2.2.4.4	Rotatorien: Vergleich mit dem Bodensee	179
4.2.2.4.5	Rotatorien: das potentielle Nahrungsangebot	180
4.2.2.4.6	Crustaceen: Arteninventar und Sukzession	182
4.2.2.4.7	Crustaceen: Temperatur als Steuerungsmechanismus	183
4.2.2.4.8	Crustaceen: das potentielle Nahrungsangebot	183
4.2.2.4.9	Crustaceen: Fraßdruck durch Fische	187
4.3	Biomasse-Größenspektren	188
4.3.1	Kontinuität der Biomasse-Größenspektren	191
4.3.2	Steigung der Biomasse-Größenspektren	193
4.3.3	Trophische Weitergabeneffizienz	194
4.4	Holon-Theorie und Emergenz	198
<b>5</b>	<b>Zusammenfassung</b>	<b>201</b>
<b>6</b>	<b>Literaturverzeichnis</b>	<b>205</b>
<b>7</b>	<b>Danksagung</b>	<b>214</b>



**Der Königssee:** Im Vordergrund, am Nordende des Sees, die Ortschaft Königssee. Durch die hohen Berge seiner unmittelbaren Umgebung wird der See gegen die meisten Windereignisse abgeschirmt.



# Die saisonale Planktonsukzession im Königssee

Till Barthelmeß

## 1 Einleitung

Zu den wesentlichen Zielen ökologischer Grundlagenforschung gehört, neben der reinen Erkenntnis, das Gewinnen von Maßstäben und Zielkriterien für den angewandten Naturschutz. Maximalziel von Naturschutzmaßnahmen ist der vor dem Einsetzen anthropogener Einflüsse bestehende Urzustand des jeweiligen Ökosystems, wie er heute nirgends mehr direkt zu beobachten ist. Für mitteleuropäische Seen – von zumeist glacialem Ursprung – ist der oligotrophe (nährstoffarme) Zustand das ursprünglichste Sukzessionsstadium. Die mit einer Steigerung des Nährstoffgehaltes verbundenen Veränderungen im dynamischen Gefüge des Ökosystems treten kontinuierlich auf und lassen sich einfacher erkennen, wenn Anfangs- und Endpunkt der Entwicklung, bekannt sind. Hier kann die Kenntnis der Struktur und der Dynamik oligotropher (nährstoffarmer) und eutropher (nährstoffreicher) Ökosysteme helfen, einerseits Eutrophierungstendenzen rechtzeitig zu erkennen und andererseits Reoligotrophierungsmaßnahmen zu überwachen. Da die Sukzession seit der Entstehung der meisten Gewässer fortgeschritten ist und der oligotrophe See zugleich am empfindlichsten auf anthropogene Belastungen reagiert, gehören heute nur noch wenige größere Gewässer Mitteleuropas diesem Typus an (z.B. Königssee, Attersee, Stechlinsee).

Die jahreszeitliche Sukzession planktischer Organismen wurde in der Vergangenheit ausführlich untersucht (Review in SOMMER, 1989 a). Als Arbeitshypothesen wurden verschiedene Modellvorstellungen wie zum Beispiel das PEG-Modell<sup>1</sup> (SOMMER et al., 1986) entwickelt, dessen Wert seitdem häufig bestätigt wurde (u.a. LAIR & AYADI, 1989; ANDERSEN et al., 1989; DIAZ & PEDROZO, 1993). Zahlreiche Untersuchungen der letzten 12–15 Jahre (seit der Einführung der Epifluoreszenzmikroskopie in die marine und limnische Biologie, PORTER & FEIG; 1980) zeigen, daß – neben den Organismen der klassischen „grazing“-Nahrungskette<sup>2</sup> – den Mikroorganismen des sogenannten „microbial loop“<sup>3</sup> im aquatischen Ökosystem eine wesentliche Bedeutung zukommt. Dies gilt besonders für oligotrophe Systeme (MOMS-Hypothese<sup>4</sup> nach PORTER et al., 1988). Das auf die Arbeit von AZAM et al. (1983) zurückgehende Konzept des „microbial loop“ betont die Bedeutung der Protozoen und Bakterien für das aquatische Ökosystem. Zu dieser Aussage entstanden eine ganze Reihe von Arbeiten über diese Organismengruppen (POMEROY, 1984; SCHLOTT-IDL, 1984 a & b; PORTER et al.,

1985 & 1988; SHERR & SHERR, 1984; 1987; 1988 & 1989; SHERR et al., 1986; MÜLLER, 1989 & 1991; BENNET et al., 1990; LAYBOURN-PARRY et al., 1990 a & b; WEISSE & MÜLLER, 1990; ARNDT & MATHES, 1991; JÜRGENS & GÜDE, 1991; MÜLLER et al., 1991 a & b; WEISSE, 1991 a & b; WEISSE & STOCKNER, 1993; SALBRECHTER & ARNDT, 1994). Die Rolle der Ciliaten wird im Review von BEAVER & CRISMAN (1989 a), die des APP von WEISSE (1993) und die der HNF von FENCHEL (1982 a – d, 1986 a – b & 1987) ausführlich dargestellt. Aber nur in den wenigsten Fällen werden alle (oder doch wenigstens die meisten) heute als relevant bekannten Komponenten der planktischen Biozönose gleichzeitig untersucht (GELLER et al., 1991; CARRICK et al., 1991; ARNDT & NIXDORF, 1991; ARNDT et al., 1993; NIXDORF & ARNDT, 1993; GAEDKE 1992 a & b; 1993; 1995; GAEDKE & STRAILE 1994 a & b). Nur solche, sehr zeit- und arbeitsintensiven Untersuchungen geben Aufschluß über die Wechselwirkungen zwischen einzelnen Komponenten des Ökosystems. Über einige ökologisch bedeutsame Organismengruppen oligotropher Seen Mitteleuropas (autotrophes Pikoplankton, Bakterien, heterotrophe Flagellaten, Ciliaten) gibt es kaum schlüssige Informationen. Die Untersuchung oligotropher Gewässer ist also in mehrfacher Hinsicht geboten.

Unter den großen oligotrophen Seen nimmt der Königssee eine hervorragende Stellung ein: Infolge seiner Lage in einer unzugänglichen, von steilen Felsen umschlossenen, und nahezu unbesiedelten Landschaft, ist der Königssee mit seiner Umgebung bis heute weitgehend frei von anthropogen bedingten Nährstoffeinträgen. Der seit 1978 bestehende Nationalpark Berchtesgaden gewährleistet, daß dieser Zustand erhalten bleibt. Gestaffelte Schutzzonen bilden einen tragfähigen Kompromiß zwischen den einander oft entgegengesetzten Ansprüchen von kommerzieller Landschaftsnutzung (Massentourismus) und Naturschutz (z.B. KÖHLER, 1980).

Es ist erstaunlich, wie wenig ein nicht nur in limnologischer Hinsicht interessanter See wie der Königssee bis heute untersucht wurde. Aus der Zeit vor Gründung des Nationalparks liegen in der Literatur eine Reihe fische-reibiologischer Arbeiten vor (vgl. Review von RETTENBECK, 1992). Von diesen beschäftigen sich einige auch mit dem Plankton als Fischnahrung (z.B. SCHINDLER, 1950). Daneben existieren Einzelmessungen limnologischer Parameter: die frühen hydrochemischen Untersuchungen von SCHWAGER (1897), die auf SIMONY'S

(1874) Messungen basierenden morphometrischen Auswertungen von PUCHSTEIN (1886) sowie Organismenlisten (CLESSIN, 1873; IMHOF, 1885 & 1887; HOFER, 1896; SCHRÖTER & KIRCHNER, 1896; BREHM, 1906; BREHM & ZEDERBAUER, 1906), aber auch quantitativ orientierte Phytoplanktonbearbeitungen (GESSNER, 1944; 1948; 1950). Die ersten bekanntgewordenen Temperaturmessungen wurden am 16. April 1798 von Alexander von Humboldt durchgeführt (HUMBOLDT, 1814–1825). Im 19. Jahrhundert folgte eine

ganze Reihe weiterer Temperaturangaben (JOLLY, 1862; SIMONY 1874; RICHTER, 1897). Zur Farbe des Königssees äußert sich BREU (1903). Häufig wird der Königssee im Zusammenhang mit Fragen der allgemeinen Seenmorphologie und -genese, bzw. unter geologischen Fragestellungen behandelt (PENCK, 1883; GEISTBECK, 1885 a & b; PENCK & RICHTER, 1885; HALBFASS, 1903; PEUCKER, 1896; FELS, 1914; LEBLING 1920; SIMON, 1921; FELS, 1924; LEBLING et al., 1935). Von den Regionalführern seien hier LANGEN-

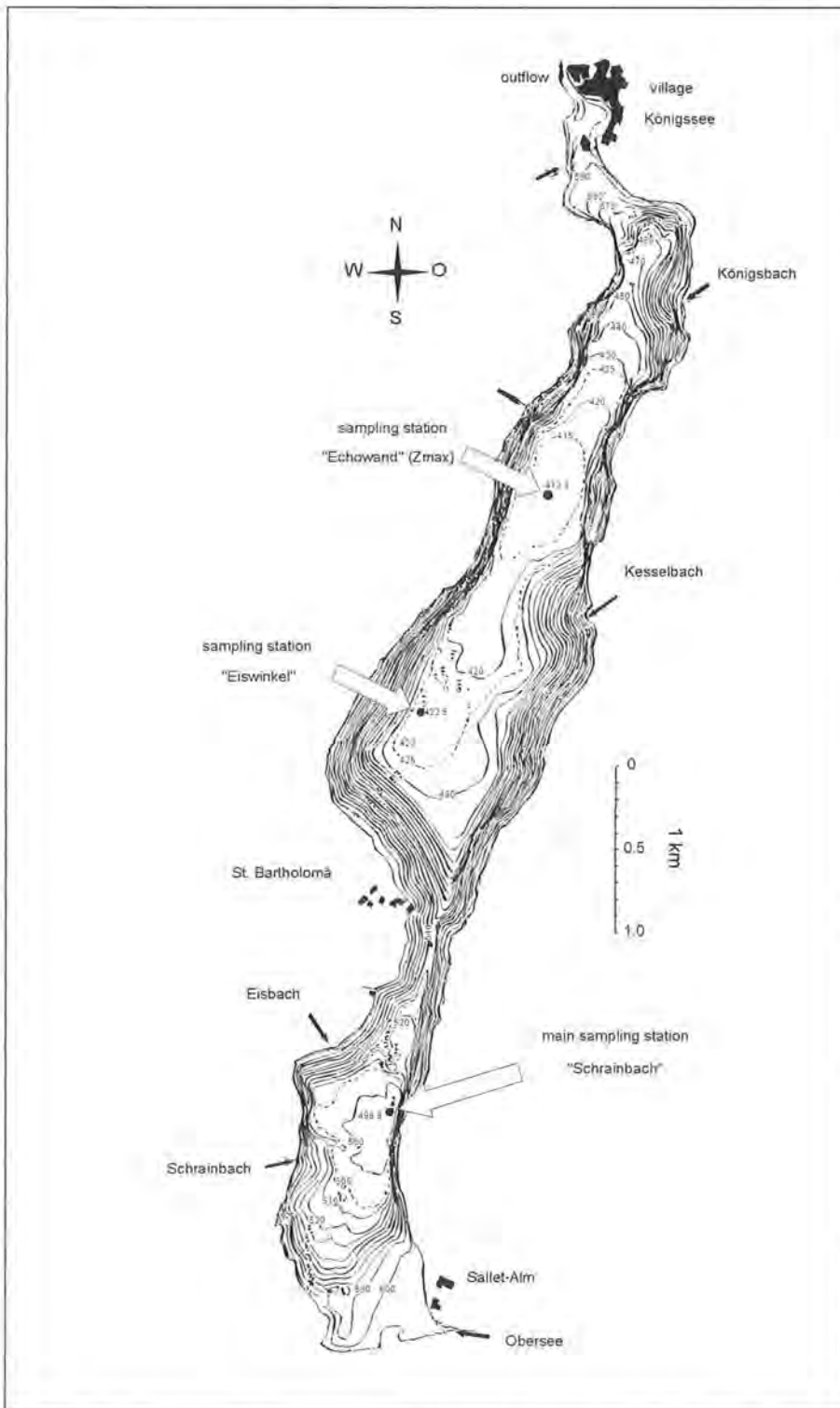


Abb. 1: Isobathenkarte des Königssees nach GRIMMINGER (1987). Maßstab hier ca. 1:40.000. Mittlerer Wasserspiegel 603.3 m ü.N.N.

#### Fußnoten zu Seite 7:

- 1 PEG-Modell = „*plankton ecology group model*“, das PEG-Modell beschreibt die saisonale Sukzession verschiedener Organismengruppen (vor allem Phytoplankton und Crustaceen) in einem idealisierten, mesotrophen Gewässer (Modell Bodensee) anhand von 24 typischen Ereignissen.
- 2 „*grazing*“-Nahrungskette = klassische Nahrungskette bei der Biomasse und Energie von den Produzenten über eine unterschiedliche Anzahl von Konsumenten zu den Top-Konsumenten weitergereicht wird.
- 3 „*microbial loop*“ = mikrobielle Schleife, ein Teil der Primärproduktion wird vom Phytoplankton in Form von niedermolekularen Substanzen in das umgebende Medium exsudiert und ist für die klassische Nahrungskette verloren. Diese organischen Substanzen können von Bakterien aufgenommen werden. Bakterien bilden die Nahrungsgrundlage für kleine heterotrophe Flagellaten, welche wiederum von Ciliaten und Rotorien gefressen werden. Über diesen mikrobiellen Seitenweg wird ein Teil der exsudierten Primärproduktion in die klassische Nahrungskette zurückgeführt.
- 4 MOMS = „*measure of microbial strength*“, prozentualer Anteil der Produktion mikrobieller Gruppen (Bakterien, autotrophes Pikoplankton und heterotrophe Nanoflagellaten) an der Gesamtproduktion.



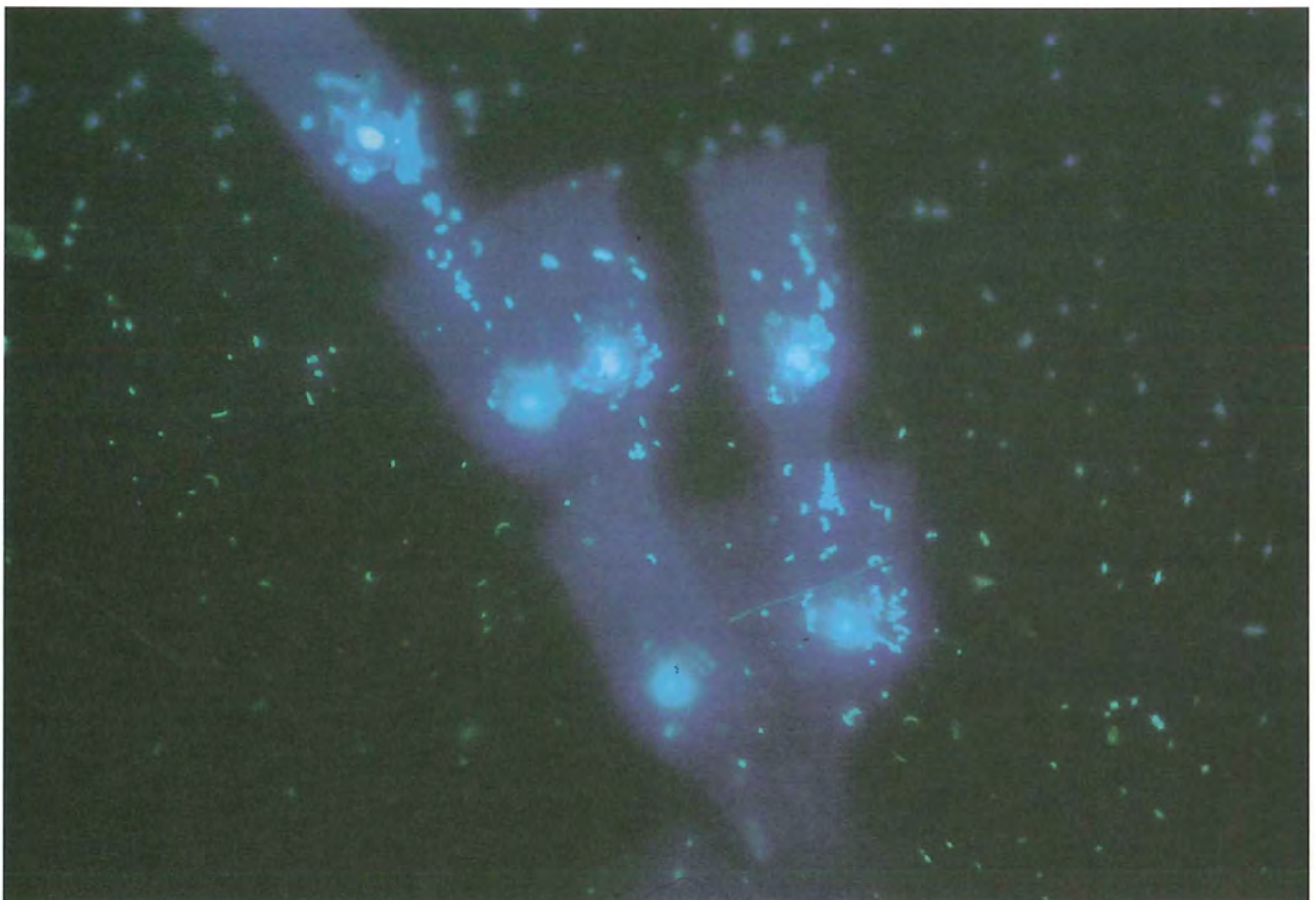
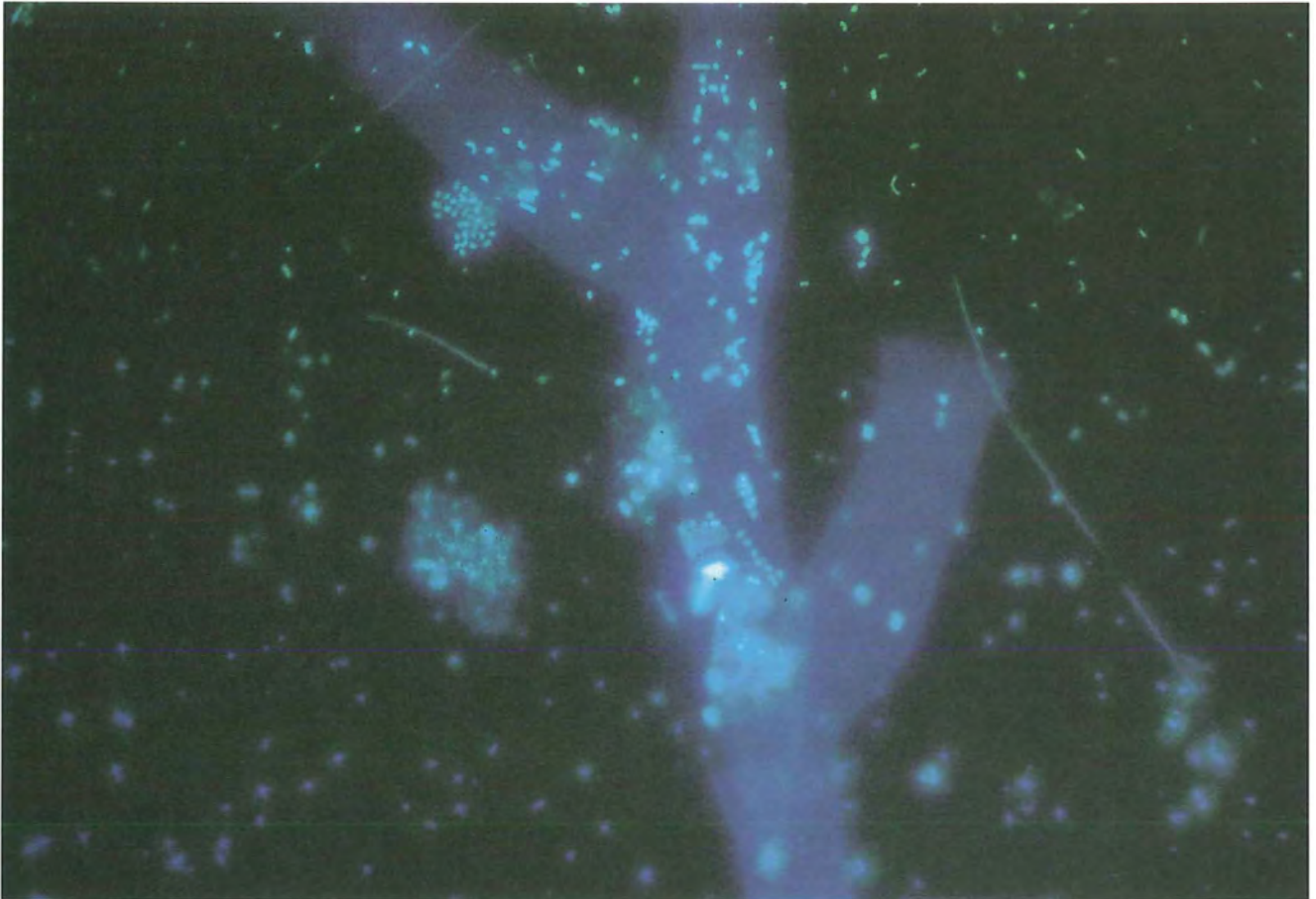


Blick von Höhe der Sallet-Alm nach Norden. Links der Schrainbachfall.



Nadelbaum-Pollen auf der Wasseroberfläche im Juni 1992. Die Pollen tauchen zeitweise auch in den Wasserproben auf.





**Dinobryon spec.** (epifluoreszenzmikroskopische Aufnahmen bei UV-Anregung) im Hintergrund und z.T. im Zellinneren Bakterienzellen und Mikro-Algen.

SCHEIDT (1994), GANSS (1979) und MEISTER (1976), von den älteren NOE (1865), WALTHER (1844), PETZOLD (1843) und RIEDEL (1806) erwähnt. Weitere Angaben zur Erforschung des Königsseegebietes finden sich in der Arbeit von SPIEGEL-SCHMIDT (1988).

Die erste umfassende limnologische Bestandsaufnahme im moderneren Sinn erfolgte in den Jahren 1978–80 durch eine Projektstudie der Arbeitsgruppe von Prof. Dr. Otto Siebeck (SIEBECK, 1982; 2. Aufl. 1985) und initiierte ganze Reihe weiterer Veröffentlichungen (MELZER et al. 1981; LEHMANN, 1983; LAXHUBER, 1987; SIEBECK, 1989; Melzer 1994). Zu Beginn der 80er Jahre wurden im Rahmen der Ökosystemforschung am Königssee vorwiegend fischereibiologisch ausgerichtete Untersuchungen durchgeführt (KLEIN, 1990; NEGELE et al., 1990; GERSTMEIER, 1985 & 1990; TRAUNSPURGER, 1991; HECHT et al., 1992; HOFFMANN & SCHEINERT, 1992; RETTENBECK; 1992).

Die vorliegende Arbeit setzt die begonnene limnologische Erforschung des Königssees fort und erweitert sie um einige bisher hier nicht untersuchte Organismengruppen (Autotrophes Plankton, Bakterien, Heterotrophe Flagellaten und Ciliaten). Neuere Ansätze der Forschung (PEG-Modell, Biomasse-Größenspektren) sollen helfen, die Dynamik der pelagischen Biozönose eines oligotrophen Sees aufzuzeigen und mit entsprechenden Ergebnissen des mesotrophen Bodensees (Veröffentlichungen des Limnologisches Institut der Universitäten Konstanz und Freiburg sowie des hierin angesiedelte Sonderforschungsbereichs der Deutschen Forschungsgemeinschaft Nummer 248 zum Thema „Stoffhaushalt des Bodensees“; kurz SFB 248) zu vergleichen. Darüber hinaus sollen die Ergebnisse dieser Königsseeuntersuchung zu Daten anderer Seen des Salzkammerguts, z.B. Attersee und Mondsee (u.a. MOOG, 1980; 1982 a & b) und anderer oligotropher Seen wie z.B. dem Stechlinsee (u.a. CASPER, 1985; CARRICK et al., 1991 & 1992) in Bezug gesetzt werden. Der zeitliche Abstand von einer Dekade zu den Untersuchungen des Königssees durch Siebeck und seine Mitarbeiter ermöglicht es, Veränderungen der Planktonbiozönose zu erkennen.

## 2 Material und Methoden

### 2.1 Königssee

Der Königssee gehört zu den wenigen großen, tiefen, oligotrophen Seen Mitteleuropas. Er liegt 30 km südsüdwestlich von Salzburg (12°58' ö.L.; 47°33' n.B.) in einem der drei südlichen Stammtäler des Berchtesgadener Landes und bildet eine der Hauptattraktionen des Nationalparks Berchtesgaden. Gelegen zwischen Watzmannmassiv im Westen (Kleiner Watzmann 2306 m, Großer Watzmann 2713 m, Archenkanzel 1346 m), Hagengebirge im Osten (Hoher Göll 2522, Jenner 1874 m, Gotzenalm 1685 m) und Steinernem Meer im Süden, ist das Königsseetal tief in den hier vorherrschenden Dachsteinkalk (GANSS, 1979) eingeschnitten.

Die mittlere Seehöhe beträgt 603,3 m ü.N.N., der tiefste Punkt des Seegrundes liegt auf 413,3 m ü.N.N.

Nach GANSS (1979) geht die Anlage des Königsseetales auf Verwerfungen der Dachsteinkalkschollen im ausgehenden Jura (vor ca. 140 Mio. Jahren) zurück. Entlang zweier, durch das heutige Königsseetal verlaufender Grabenbrüche (LEBLING, 1920; LEBLING et al., 1935) wurde die heute östlich des Sees gelegene Scholle abgesenkt und die westliche Seite mit dem heutigen Watzmann angehoben. Während der Würmeiszeit durchzogen Gletscherströme, die vom Watzmannkar (über den heutigen Eisgraben) sowie aus dem vergletscherten Plateau des Steinernen Meeres (über den Obersee) gespeist wurden, das Tal und formten es zu seiner heutigen Trogform aus. Die mit 800–1000 m gewaltigen Ausmaße dieser Eisdecke lassen Ufermoränen erahnen, die zu beiden Seiten des Tales in 1400–1200 m Höhe abgelagert sind (PENCK & RICHTER, 1885). Als vor 10000 Jahren bereits weite Teile des Alpenvorlandes wieder eisfrei waren, setzte sich dieser Gletscherstrom weiter fort, hiervon zeugt eine Endmoräne (mit erratischen Blöcken) im Bereich des Dorfes Königssee (LANGENSCHIEDT, 1994). Eine weitere Stockung des Abschmelzvorgangs führte zur Ablagerung zweier Moränenwälle vor dem Obersee. Diese vermutlich im Jahre 1172 (GANSS, 1979; MEISTER, 1976; LANGENSCHIEDT, 1994) oder bereits im Jahre 1117 (PENCK in GEISTBECK, 1885 b) durch einen Bergsturz verstärkte Barriere bewirkte eine ursprüngliche Trennung von Obersee und Königssee (GANSS, 1979; LEBLING et al., 1935; PETZOLD, 1843).

Die in Nord-Süd-Richtung orientierte Längsachse des Königssees mißt 7.725 km, die maximale Breite beträgt 1.225 km. Bei einer Oberfläche von 5.2 km<sup>2</sup>, einem Volumen von 511.8 10<sup>6</sup> m<sup>3</sup> und einer maximalen Tiefe von 190 m hat der Königssee eine hohe mittlere Tiefe von 98.1 m und eine außerordentlich hohe relative Tiefe von 7.4 %, wie sie sonst für Krater- und Fjordseen typisch ist (SIEBECK, 1985).

Friedrich Simony führte im Oktober 1873 die erste gründliche morphometrische Untersuchung des Königssees durch (SIMONY, 1874), welche die Grundlage der 1885 zuerst von GEISTBECK und ein weiteres mal 1898 von PENCK veröffentlichten ersten Isobathenkarte bildete. Bis zur Neuvermessung des Sees durch das Bayerische Landesamt für Wasserwirtschaft im Jahre 1980, die gegenüber Simonys Messungen nur wenige Änderungen erbrachte, waren dies die einzigen Isobathenkarten des Königssees (vgl.: GRIMMINGER, 1987).

Friedrich Simony (1874) schreibt zur Morphometrie des Sees:

*„Sein Becken gleicht im grossen Ganzen einer riesigen, an einer Stelle stark verengten Wanne; die schroffen, mitunter senkrechten Abstürze seiner grossartigen Umgebung setzen sich fast durchgängig auch unter dem Wasserspiegel bis nahe zum Grunde fort, welcher ähnlich wie bei der Mehrzahl der alpinen Seebecken, auch hier verhältnismässig geebnet ist. Nur wo Wildwässer wie der Königsbach, Kesselbach, Eisbach und Schrainbach ihre Schuttmassen in den See abgelagert haben, werden die Steilwände des*



Tab. 1: Probenahmeschema: Temperatur und elektrische Leitfähigkeit wurden für n=44 Serien, chemische Parameter (Nährstoffe) für n=6 Serien und biologische Parameter (Bakterien, APP, Phytoplankton, Ciliaten, HNF, Rotatorien und Crustaceen) für n=32 Serien ausgewertet. Angegeben sind die Tiefenstufen, in denen gemessen bzw. die zu Mischproben (MP) vereinigt wurden. Für die biologischen Parameter ist das zur Auswertung gekommene filtrierte oder sedimentierte Volumen angegeben.

Tiefe (m)	Temperatur und Leitfähigkeit	MP (m)	Chem. Parameter	Bakterien & APP (filt. Vol.)	Phytoplank. & Ciliaten (sed. Vol.)	HNF (filt. Vol.)	Rotatorien (sed. Vol.)	Crustaceen
0	x							
0-2	x	} 0-8	x	10-15 ml	250 ml	30 ml	6.8 l	Netzzug von 0-95 m; mittleres filt. Vol.: 3.3 m³
2-4	x							
4-6	x							
6-8	x							
8-10	x							
10-12	x	} 8-20	x	10-15 ml	250 ml	30 ml	10.2 l	
12-14	x							
14-16	x							
16-18	x							
18-20	x							
20-22	x	} 20-30	x	10-15 ml		30 ml	8.5 l	
22-24	x							
24-26	x							
26-28	x							
28-30	x							
30	x							
32								
34								
36								
38								
40	x		x					
42								
44								
46								
48								
50	x		x	15-20 ml	250 ml	50-60 ml		
52								
54								
56								
58								
60								
62								
64								
66								
68								
70								
72								
74	x (75 m)							
76								
78								
80								
82								
84								
86								
88								
90								
92								
94								
96								
98								
100	x		x	15-20 ml		50-60 ml		

*Beckens durch die von 32 bis zu 5 und noch weniger Grad Neigung sich verflachenden Alluvialkegel local unterbrochen.“*

Die Ausdehnung dieser Alluvialkegel ist allerdings gering, zwar erstrecken sie sich bis in oder über die Mitte des Seebeckens, erreichen aber kaum die Wasseroberfläche. Die einzige Ausnahme hiervon bildet das Delta des Eisbachs. Dieser Bach, in dessen Einzugsgebiet vorwiegend leicht erodierender (Grusbildung durch Frostsprengung) Ramsaudolomit und karnisch-norischer Dolomit ansteht (im Gegensatz zu dem erosions- und denudationsbeständigen, zur Verkarstung neigenden Dachsteinkalk, der etwa 90 % des Gesamteinzugsgebiets des Sees prägt), ist der einzige Zufluß mit bedeutender Geschiebeführung (LANGENSCHIEDT, 1994). Am Ende seines durch die Gletschermassen vorgeformten Weges hat der Eisbach die deltaförmige Halbinsel St. Bartholomä angetragen und schiebt sie weiter vor. An dieser Stelle verengt sich der Königssee auf 245 m Breite, und die Tiefe beträgt nurmehr etwa 60 m. Durch diese Schwelle ist der See in ein größeres Nordbecken ( $A=71.6\%$  der Gesamtoberfläche) und ein kleineres Südbecken ( $A=28.4\%$ ) geteilt (SIEBECK, 1985). Die bis über 2000 m hohen Berge der Umgebung schirmen den See von den meisten Windereignissen ab, beschatten ihn stark und bestimmen so weitestgehend sein Temperatur- und Schichtungsregime. Nur die obersten 20 m werden regelmäßig voll durchmischt. Der Königssee ist ein dimiktischer See, bis in 120 m Tiefe aber schwächt sich der Grad der Mixis zunehmend ab und die Wasserschicht unterhalb von 120 m wird nur ca. alle sechs Jahre in die Zirkulation einbezogen (SIEBECK, 1985).

Das Wasser fließt, bei einer theoretischen Wassererneuerungszeit von 2.3 Jahren, von Süd nach Nord. Der See wird hauptsächlich durch die genannten fünf Gebirgsbäche gespeist, die ein Einzugsgebiet von 131.13 km<sup>2</sup> entsorgen. Daneben bestehen diffuse Zuflüsse, so z.B. fünf Quellen im Bereich zwischen Sagereckerwand und Schrainbach, die dem See nach LEBLING et al. (1935) jeweils zwischen 30 und 100 Liter Wasser pro Sekunde zuführen. Der Abfluß erfolgt über die Königsseeache.

Die Routine-Probenahmestelle dieser Untersuchung lag über der mit 103 m tiefsten Stelle des Südbeckens, auf der gedachten Verbindungslinie von der Prinzregent-Luitpold-Gedenktafel (Kaunerwand) zum Schrainbachfall (ca. 20 m von der Gedenktafel entfernt). Hier kommen vor allem der Obersee und der Schrainbach (zum geringeren Teil auch der Eisgraben) als Teileinzugsgebiete in Betracht. Obersee und Schrainbachfall beziehen ihr Wasser aus zusammen 68.3 % des Gesamteinzugsgebietes (mit Eisgraben 79.5 %). Das ganze Einzugsgebiet ist weitgehend frei von anthropogenen Einflüssen. Von rund 10.6 km<sup>2</sup> bewirtschaftetem Almland entfallen ca. 76 % auf die Teileinzugsgebiete Königsbach und Kesselbach. Nur ca. 10 % des Viehauftriebs (von gesamt etwa 700 Stück) erfolgen im Einzugsgebiet des Südbeckens (SIEBECK, 1985). Die Gastwirtschaften Sallet-Alm und Fischunkel-Alm liegen im Einzugsbereich des Südbeckens, zumindest die Salletalm ist, wie auch die Wirtschaft in St. Bartholomä, durch eine im See verlegte Klärleitung an die Kläranlage im Ort Königssee angebunden.

## 2.2 Probennahme, Methoden und Intervalle

Zwischen April und Dezember 1992 wurden 44 Proben-serien genommen. Untersuchungszeitraum im engeren Sinne war die Vegetationsperiode von Mai bis November. Hier wurden zumeist zwei Ausfahrten pro Woche durchgeführt. Je eine Probenserie wurde im April und im Dezember genommen. Die physikalischen Messungen (Temperatur und Leitfähigkeit) aller 44 Serien wurden ausgewertet. Zur Untersuchung biologischer Parameter wurden 32 Tagesserien ausgewählt (im Juni zwei Serien pro Woche, und je eine Serie pro Woche in der restlichen Zeit). Jede dieser 32 biologischen Probenserien umfaßt alle bearbeiteten Organismengruppen, so daß die Ergebnisse direkt aufeinander bezogen werden können.

Die obersten 30 m des Sees wurden sukzessive mit einem 2 m langen Rohrschöpfer (Durchmesser 5.3 cm, Volumen 4.4 Liter) beprobt. Mischproben (0–8 m, 8–20 m und 20–30 m) wurden aus je einem Liter jeder Schöpfprobe erstellt. Aus diesen wurden jeweils zwei 250-ml-Proben für Invertmikroskopie (Phytoplankton und Ciliaten) und eine 100-ml-Probe für Epifluoreszenzmikroskopie (Bakterien, APP, HNF) entnommen. Weitere 3.4 Liter jeder Schöpfprobe wurden nach demselben Schema zu Rotatorien-Mischproben vereinigt (vgl. Tab. 1).

Mit einem Friedinger-Schöpfer wurden (punktuelle) Proben aus 30 m, 40 m, 50 m, 75 m und 100 m Tiefe entnommen. Neben Leitfähigkeitsmessungen in diesen Tiefenstufen wurde aus den 50-m- und 100-m-Proben Material für epifluoreszenzmikroskopische, aus der 50-m-Probe auch für invertmikroskopische Untersuchungen verwendet (angegebene Volumina).

Proben zu je zwei Liter wurden für die Nährstoffanalytik (soweit eine Transportmöglichkeit nach Konstanz bestand) aus den Mischproben sowie aus 40 m, 50 m, und 100 m Tiefe entnommen.

## 2.3 Abiotische Parameter

### 2.3.1 Temperatur, Leitfähigkeit und Schichtungsparameter

Temperatur und elektrische Leitfähigkeit der obersten 30 m wurden in den Rohrschöpfer-Proben (2-m-Intervalle) gemessen. Es wurde ein kombiniertes Leitfähigkeits- und Temperaturmeßgerät der Fa. WTW (LF 91 mit Sonde KLE1/T) mit internem Temperaturabgleich (der LF-Messung) 25°C verwendet. In 30 m, 40 m, 50 m, 75 m und 100 m Tiefe wurde die Temperatur mit einem Kippthermometer, die Leitfähigkeit ebenfalls aus Schöpfproben bestimmt. Ab August stand für das WTW-Meßgerät eine weitere Sonde mit 20-m-Kabel zur Verfügung. Von August bis Dezember ( $n=22$ ) wurden zusätzlich Temperatur- und Leitfähigkeitsprofile mit vertikalem Meßabstand von 1 m während jeder Probenserie aufgenommen. Diese Datensätze wurden zur Fehlerabschätzung der Messungen aus der Schöpfprobe verwendet (vgl. Abschn. 2.3.2). Um die Konsistenz der Messungen zu wahren, wurden letztere, obgleich fehlerbehaftet, für alle weiteren Auswertungen herangezogen.

Am 14. August konnten drei Tiefenprofile mit einer CTD-Sonde („CTDplus 500“, Fa. SIS Meeres- und Umwelttechnik, Kiel) aufgenommen werden. Diese Sonde mißt Temperatur und Leitfähigkeit und kann bis zu 1000 Meßwerten speichern, wobei die Tiefe anhand des hydrostatischen Drucks registriert wird. Ein erstes Tiefenprofil wurde an der Routine-Probennahmestelle ( $z=103$  m, vertikaler Meßabstand 10 cm), ein zweites Profil im Eiswinkel ( $z=130$  m, Messungen alle 20 cm) und ein drittes vor der Echowand ( $z=z_{\max}=190$  m, Messungen alle 20 cm) aufgenommen.

Die Umrechnung der Leitfähigkeitswerte auf die Standard-Referenztemperatur 20°C und die Berechnung der Wasserdichte wurde nach BÜHRER & AMBÜHL (1975) durchgeführt.

Als Maße der lokalen Stabilität wurden neben der vertikalen Temperaturdifferenz ( $dT$ ) die von VALENTYNE (1957) eingeführte „relative thermal resistance“ ( $rtr$ ) sowie Brunt-Väisälä-Frequenzen (BV-Frequenzen, vgl. APEL, 1987) berechnet. Die  $rtr$  ist der Dichteunterschied zwischen zwei Meßpunkten, ausgedrückt als Vielfaches des Dichteunterschiedes zwischen 4°C und 5°C (dimensionslos). VALENTYNE (1957) arbeitete mit vertikalen Meßabständen von 0.5 m. Als Maß der lokalen Stabilität gibt die  $rtr$  an, wieviel Widerstand der Dichtegradient an einer bestimmten Stelle der Einarbeitung des leichteren (wärmeren, salzärmeren) bzw. einer Hebung des schwereren (kälteren, salzhaltigeren) Wassers entgegengesetzt. Eine weitestgehend analoge Aussagekraft besitzen die

sogenannten Brunt-Väisälä-Frequenzen, die als die Frequenz, also Schwingung pro Zeiteinheit ( $1 \text{ sec.}^{-1}$ ) eines imaginären Wasserpaketes im Dichtegradienten veranschaulicht werden können. Ein aus seiner Gleichgewichts-, d.h. Ruhelage gebrachtes Wasserpaket erfährt einen positiven oder negativen Auftrieb und wird bestrebt sein, in seine Ruhelage zurückzukehren. Infolge der ihm zugeführten kinetischen Energie wird es über das Ziel hinausschießen, es ergibt sich eine (abklingende) Schwingung, deren Frequenz umso größer wird, je steiler der Dichtegradient ist. BV-Frequenzen sind ein Maß der lokalen Stabilität der Wassersäule gegen kleine Störungen (vgl. APEL, 1987).

Stabilität (S), Windarbeit (B), Wärmeinhalt (H) und sommerlicher Wärmegewinn ( $H_{bs}$ ) wurden nach Formeln von HUTCHINSON (1957; vgl. auch COLE, 1979 und WETZEL, 1983) in der Modifikation von IDSO (1973) berechnet. Die morphometrischen Daten des Königssees wurden der Monographie von SIEBECK (1985) entnommen. Die Stabilität (S) eines Sees ist diejenige Arbeit, die verrichtet werden müßte, um den ganzen See ohne Veränderung des Wärmeinhaltes zu einheitlicher Durchschnittsdichte (und -temperatur) zu vermischen. Die Stabilität eines Sees von homogener Dichte ist Null. Die Stabilität kann auch als diejenige Arbeit aufgefaßt werden, die verrichtet werden muß, um den See im Sommer von der Ausbildung einer thermischen Schichtung abzuhalten.

Nach der Frühjahrsvollzirkulation wird der anfangs homotherme See von der Sonne erwärmt. Wäre direkte

Tab. 2: Methodenvergleich der Temperaturmessung: Einmal aus der Schöpfprobe (2-m-Rohrschöpfer) und einmal direkt mit einem 20-m-Kabel. Angegeben sind zeitgewichtete Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung (°C) sowie Minimum und Maximum (°C) einzelner Tiefenbereiche über die Zeit von August bis Dezember ( $n=22$ ) für beide Methoden. Rechts sind Minimum und Maximum (°C) sowie die zeitgewichteten Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung (°C) der Differenz beider Methoden (Temperatur in der Schöpfprobe minus Sondenmessung der Temperatur) aufgeführt. Hierbei wird die Messung aus der Schöpfprobe zum einen mit der Sondenmessung aus der Tiefe des Mittelpunktes des Rohrschöpfers (M), und zum anderen mit der Tiefe der Oberkante des Rohrschöpfers (O) verglichen.

Temperatur der Sondenmessungen			Temperatur der Schöpfprobe			Temperaturdifferenzen		
Tiefe	Mw. $\pm$ Std.	Min.-Max.	Tiefe	Mw. $\pm$ Sa.	Min.-Max.	Vgl.	Min.-Max.	Mw. $\pm$ Std.
0	11.8 $\pm$ 5.8	4.6–21.2	0	11.8 $\pm$ 5.9	4.5–21.4		-0.7–0.4	< 0.1
1	11.7 $\pm$ 5.7	4.7–20.7	0–2	11.7 $\pm$ 5.7	4.6–20.6	M	-0.3–0.6	< 0.1
2	11.6 $\pm$ 5.6	4.7–20.6		–	–	O	-0.8–0.2	< 0.1
3	11.3 $\pm$ 5.2	4.7–20.3	2–4	11.5 $\pm$ 5.5	4.7–20.3	M	-0.2–3.0	0.3 $\pm$ 0.7
4	10.7 $\pm$ 4.6	4.7–18.8		–	–	O	-0.5–0.2	< 0.1
5	9.9 $\pm$ 3.8	4.7–15.6	4–6	10.9 $\pm$ 4.7	4.7–19.2	M	0–3.9	1.0 $\pm$ 1.3
6	9.2 $\pm$ 3.2	4.7–13.9		–	–	O	-0.5–1.4	0.2 $\pm$ 0.4
7	8.6 $\pm$ 2.6	4.7–12.0	6–8	9.7 $\pm$ 3.6	4.7–14.4	M	0–3.8	1.1 $\pm$ 1.2
8	7.9 $\pm$ 2.2	4.7–11.0		–	–	O	0–2.2	0.4 $\pm$ 0.6
9	7.4 $\pm$ 1.7	4.7–9.6	8–10	8.6 $\pm$ 2.6	4.7–11.6	M	0–3.3	1.2 $\pm$ 1.1
10	7.0 $\pm$ 1.5	4.7–8.6		–	–	O	0–2.1	0.6 $\pm$ 0.7
11	6.6 $\pm$ 1.2	4.7–8.2	10–12	7.5 $\pm$ 1.8	4.7–9.5	M	0–2.5	0.9 $\pm$ 0.8
12	6.3 $\pm$ 1.0	4.7–8.0		–	–	O	0–2.0	0.5 $\pm$ 0.6
13	6.1 $\pm$ 0.9	4.7–7.7	12–14	6.9 $\pm$ 1.4	4.7–8.5	M	0–1.8	0.9 $\pm$ 0.7
14	5.9 $\pm$ 0.7	4.7–6.8		–	–	O	0–1.6	0.7 $\pm$ 0.6
15	5.7 $\pm$ 0.7	4.7–6.7	14–16	6.5 $\pm$ 1.2	4.7–8.0	M	0–1.8	0.8 $\pm$ 0.6
16	5.5 $\pm$ 0.6	4.7–6.4		–	–	O	0–1.7	0.6 $\pm$ 0.6
17	5.4 $\pm$ 0.5	4.7–6.0	16–18	5.9 $\pm$ 0.8	4.7–6.8	M	0–1.2	0.5 $\pm$ 0.4
18	5.3 $\pm$ 0.4	4.7–5.8		–	–	O	0–1.0	0.4 $\pm$ 0.3
19	5.2 $\pm$ 0.3	4.7–5.7	18–20	5.6 $\pm$ 0.6	4.7–6.3	M	0–1.1	0.5 $\pm$ 0.4
20	5.0 $\pm$ 0.3	4.7–5.6		–	–	O	0–1.0	0.4 $\pm$ 0.3
	–	–	20–22	5.4 $\pm$ 0.5	4.7–6.1	O	0–1.0	0.4 $\pm$ 0.3
0–20	7.8 $\pm$ 2.1	4.7–10.6	0–20	8.8 $\pm$ 3.0	4.7–12.8		-0.02–2.4	1.0 $\pm$ 0.9



Tab. 3: Methodenvergleich der Leitfähigkeitsmessung: Einmal aus der Schöpfprobe (2-m-Rohrschöpfer) und einmal direkt mit einem 20-m-Kabel. Angegeben sind zeitgewichtete Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung ( $\mu\text{S cm}^{-1}$ ) sowie Minimum und Maximum ( $\mu\text{S cm}^{-1}$ ) einzelner Tiefenbereiche über die Zeit von August bis Dezember ( $n=22$ ) für beide Methoden. Rechts sind Minimum und Maximum ( $\mu\text{S cm}^{-1}$ ) sowie die zeitgewichteten Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung ( $\mu\text{S cm}^{-1}$ ) der Differenz beider Methoden (Leitfähigkeit in der Schöpfprobe minus Sondenmessung der Leitfähigkeit) aufgeführt. Hierbei wird die Messung aus der Schöpfprobe mit der Sondenmessung aus der Tiefe des Mittelpunktes des Rohrschöpfers (M), verglichen.

Leitfähigkeit der Sondenmessungen			Leitfähigkeit der Schöpfprobe			Leitfähigkeitsdifferenzen	
Tiefe	Mw. $\pm$ Std.	Min.–Max.	Tiefe	Mw. $\pm$ Std.	Min.–Max.	Vgl. Min.–Max.	Mw. $\pm$ Std.
0	145 $\pm$ 9	134–158	0	144 $\pm$ 8	133–156	0.4– 2.6	1.5 $\pm$ 0.7
1	145 $\pm$ 9	134–158	0– 2	144 $\pm$ 9	133–156	M 0.4– 2.9	1.4 $\pm$ 0.7
2	146 $\pm$ 9	134–158		–	–		
3	146 $\pm$ 8	134–159	2– 4	144 $\pm$ 9	133–156	M 1.2– 5.4	2.1 $\pm$ 1.1
4	146 $\pm$ 9	133–158		–	–		
5	146 $\pm$ 9	134–159	4– 6	144 $\pm$ 9	131–156	M–0.4– 3.5	1.9 $\pm$ 0.7
6	146 $\pm$ 9	134–159		–	–		
7	147 $\pm$ 8	133–159	6– 8	144 $\pm$ 8	133–156	M 0.0– 4.4	2.4 $\pm$ 0.8
8	147 $\pm$ 8	135–159		–	–		
9	148 $\pm$ 7	136–159	8–10	145 $\pm$ 8	132–156	M 2.3– 6.1	3.6 $\pm$ 1.1
10	150 $\pm$ 6	140–159		–	–		
11	152 $\pm$ 5	142–159	10–12	147 $\pm$ 7	135–156	M 1.8–11.7	4.6 $\pm$ 2.6
12	153 $\pm$ 5	145–159		–	–		
13	155 $\pm$ 4	146–161	12–14	149 $\pm$ 5	140–156	M 2.1–10.2	5.3 $\pm$ 2.4
14	156 $\pm$ 3	149–163		–	–		
15	158 $\pm$ 3	152–166	14–16	152 $\pm$ 4	144–159	M 2.2–11.1	5.9 $\pm$ 3.0
16	160 $\pm$ 3	154–169		–	–		
17	162 $\pm$ 4	157–170	16–18	157 $\pm$ 3	150–164	M 2.4–10.2	5.0 $\pm$ 2.5
18	163 $\pm$ 4	159–171		–	–		
19	166 $\pm$ 5	159–173	18–20	160 $\pm$ 3	155–168	M –1.0–12.7	5.2 $\pm$ 2.9
20	167 $\pm$ 5	158–172		–	–		
			20–22	164 $\pm$ 5	156–170		
0–20	153 $\pm$ 5	145–159	0–20	148 $\pm$ 6	140–156	2.3– 6.6	4.4 $\pm$ 1.4

Absorption von Sonnenenergie der einzige Mechanismus, Wärme in die Tiefe einzuarbeiten, müßte die Temperatur, wie die Lichtintensität im See, einer mit der Tiefe exponentiell abnehmenden Funktion folgen. Dies ist nicht der Fall, daher muß Arbeit bei der Einbringung erwärmten Wassers in die Tiefe verrichtet worden sein, die sogenannte Windarbeit (B). Als Gesamtarbeit (G) wird die Summe aus Stabilität und Windarbeit bezeichnet.

### 2.3.2 Fehlerabschätzung der Temperatur- und Leitfähigkeitsmessungen sowie der Stabilitätsparameter

In der ersten Hälfte der Untersuchung stand kein langes Kabel für das WTW-Meßgerät zur Verfügung. Die Messungen von Temperatur und Leitfähigkeit der obersten 30 m erfolgten in dieser Zeit ausschließlich aus den Schöpfproben (Rohrschöpfer von 2 m Länge). Die Sonde des Meßgerätes wurde hierzu in einem 5-l-Becherglas placiert, in das der Rohrschöpfer nach schnellstmöglichem Aufholen entleert wurde. Während die Schöpfprobe mit der Sonde durchmischt wurde, wurde das Meßgerät abgelesen (zuerst Temperatur, dann Leitfähigkeit).

Bei dieser Meßmethode kommen vor allem drei Schwachstellen in Betracht: In erster Linie bildet die Erwärmung der Probe während des Aufholens und besonders beim Entleeren des Schöpfers und sodann die Durchmischung der Probe eine Fehlerquelle. Außerdem wird der Temperaturgradient, der Werte von bis zu

10°C m<sup>-1</sup> erreichen kann (vgl. Abschn. 3.1.6), bei einer Durchmischung zwei Meter langer Teilstücke nur ungenau abgebildet.

Für die zweite Hälfte der Untersuchung ( $n=22$  von  $n=44$  Serien) liegen neben den Messungen aus der Schöpfprobe direkte Temperatur- und Leitfähigkeitswerte von Sondenmessungen mit einem 20 m langen Kabel vor (vgl. Tab. 2 und 3 sowie Abb. 2). Die mit der WTW-Sonde (20-m-Kabel) durch Messungen in 1-m-Abständen aufgenommene Tiefenprofile zeigen eine hohe Übereinstimmung mit denen der SIS-Sonde, deren Auflösung um eine Größenordnung höher ist (Messungen alle 10 cm; vgl. Abb. 2, oben links). Tiefenprofile aus Schöpfproben weichen dagegen deutlich von den mit der WTW-Sonde aufgenommenen Profilen ab, obwohl sich die Auflösung beider Methoden nur um den Faktor zwei unterscheidet (vgl. Abb. 2, oben rechts).

In den Tabellen 2 und 3 sind die Temperatur- bzw. Leitfähigkeitsmittelwerte der einzelnen Tiefenstufen für beide Methoden zusammengestellt. Die aus den Schöpfprobenmessungen berechnete Mischtemperatur der oberen 20 m lag durchschnittlich um 1.0°C über der aus der Sondenmessung berechneten Mischtemperatur 0–20 m. Dieser Unterschied war für den Zeitraum August bis Dezember sowie für den Zeitraum August bis Mitte September hochsignifikant, für die Zeit von Mitte September bis Dezember war kein Unterschied nachweisbar. Die durchschnittliche Leitfähigkeit der obersten 20 m aus direkten Sondenmessungen lag um 4.4  $\mu\text{S cm}^{-1}$  höher als bei Messungen aus Schöpfproben.

Auch dieser Unterschied zwischen beiden Meßmethoden war hochsignifikant, nur für den Zeitraum von Ende Oktober bis Dezember war kein Unterschied nachweisbar.

Die Isoplethen-Darstellung der Temperaturdifferenz beider Meßmethoden in der Mitte von Abbildung 2 zeigt noch einmal, daß die größten Abweichungen im August und der ersten Septemberhälfte auftraten. In der Isothermendarstellung ist die Differenz der Messung aus der Schöpfprobe und der direkten Sondenmessung in der dem Mittelpunkt des Rohrschöpfers entsprechenden Tiefe dargestellt (z.B. Temperatur der Schöpfprobe 0–2 m minus der mit der Sonde gemessenen Temperatur in 1 m Tiefe).

Die Temperaturdifferenzen zwischen den Meßmethoden sind in den obersten 4 m äußerst gering (vgl. Tab. 2). Unterhalb von etwa 4 m Tiefe steigen die Differenzen an, wie dies zu erwarten ist, wenn die Dauer des Probenaufholens und die Temperaturdifferenz der Wasserprobe zur Lufttemperatur einen Einfluß auf die Erwärmung der Probe hat. Auffällig ist nun, daß die Differenzen unterhalb von etwa 9 m aber wieder abnehmen. Die Leitfähigkeitswerte zeigen in den obersten 10 m nur geringe Differenzen (Mittelwerte unter  $3 \mu\text{S cm}^{-1}$ ; Maximalwerte bis  $6 \mu\text{S cm}^{-1}$ ; vgl. Abb. 2 und Tab. 3), wohingegen unterhalb von 10 m Tiefe ein deutlicher Anstieg der Differenzen erfolgt (Mittelwerte über  $4 \mu\text{S cm}^{-1}$ , Maximalwerte bis  $13 \mu\text{S cm}^{-1}$ ). Die Differenzen beider Meßmethoden erreichen für die Temperaturen im Tiefenbereich von 4–14 m und für die Leitfähigkeitswerte unterhalb von 10 m Tiefe ihre höchsten Werte (vgl. Abb. 2, Tab. 2 und 3).

Diese Ergebnisse sprechen zum einen dafür, daß die Wassertemperatur bei Messungen aus Schöpfproben in Abhängigkeit von der für das Aufholen des Schöpfers benötigten Zeit und der Temperaturdifferenz zur Lufttemperatur überschätzt wird. Daher liegen die aus der Schöpfprobe gemessenen Temperaturen im gesamten Tiefenprofil höher als die Sondenmessungen, wobei beide Methoden in den obersten 4 m keine oder nur geringe Unterschiede ergeben. Des weiteren werden daher maximale Differenzen im Hochsommer gemessen. Ein Vergleich der Temperatur der Schöpfprobe mit der Sondenmessung in der Tiefe der Oberkante des Rohrschöpfers, die bei mit der Tiefe abnehmender Temperatur den theoretischen Maximalwert der Mischtemperatur der Probe darstellt, gibt eine Minimalabschätzung dieser Erwärmung von etwa  $0.5^\circ\text{C}$  ( $0.4\text{--}0.7^\circ\text{C}$ ).

Zum anderen ist die Überschätzung der Temperatur in Proben, die sich über stratifizierte Tiefenbereiche erstrecken, deutlich größer als in nicht geschichteten Proben. Wie die Temperaturdifferenzen beider Meßmethoden im Tiefenbereich der Thermokline, so werden die Differenzen der Leitfähigkeitsmessungen im Bereich der Chemokline maximal. Die Abnahme der Temperaturdifferenzen gerade in den Tiefenstufen unterhalb von 10 m Tiefe, also den Tiefenstufen, die die größten Temperaturdifferenzen zur Lufttemperatur aufweisen und die längsten Aufholzeiten des Schöpfers benötigen, sprechen dafür, daß zur Erwärmung der Proben noch mangelnde Durchmischung als weitere Fehlerquelle hinzutritt: In Proben, über die ein steiler Gradient ver-

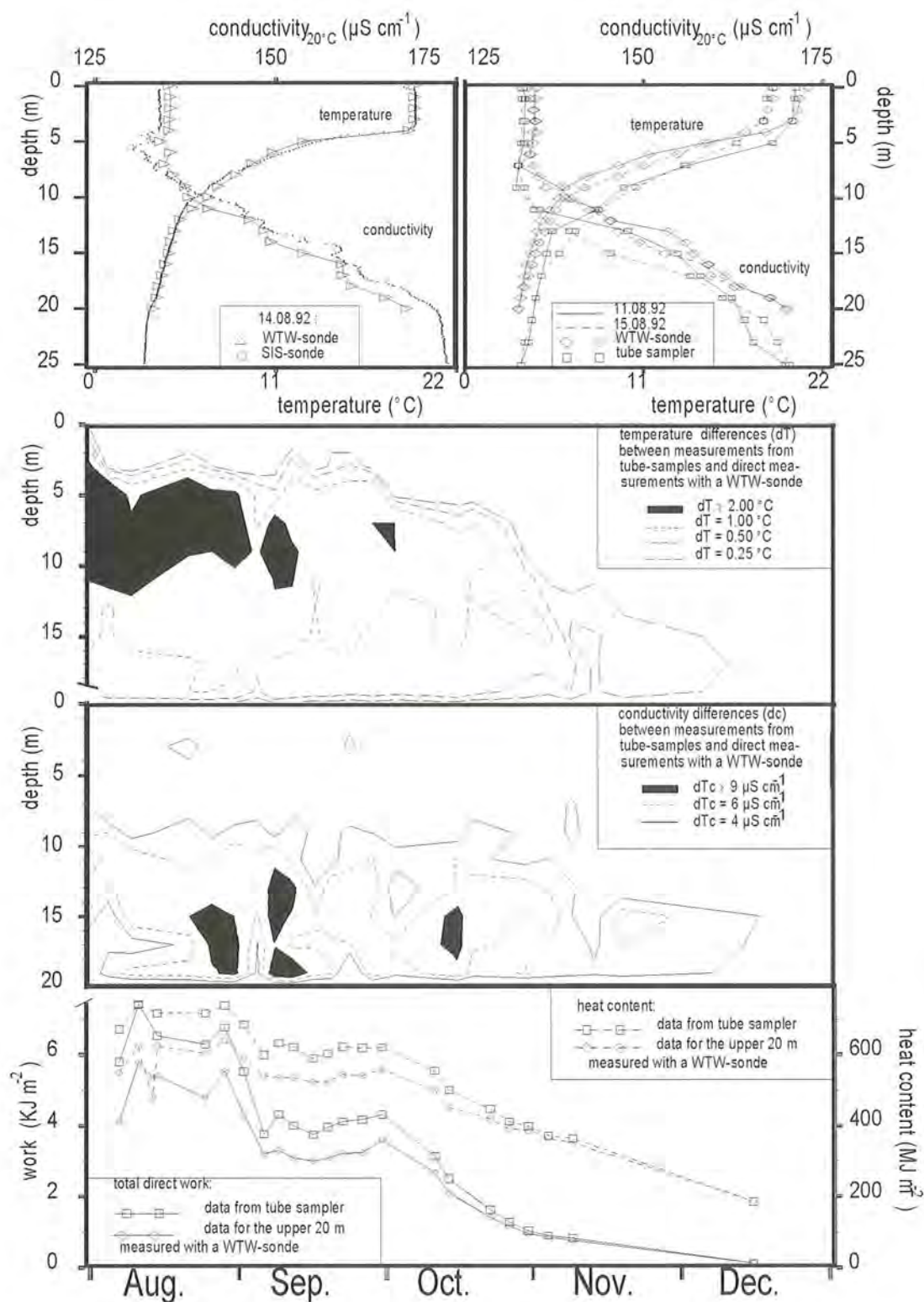
läuft, sollte eine unvollständige Durchmischung eine größere Auswirkung auf das Ergebnis haben als in Proben von homogener Beschaffenheit. Für einen Mischfehler sprechen auch die Tatsachen, daß die Temperatur bei Messungen aus der Mischprobe tendenziell überschätzt wurde, während die Leitfähigkeit eher unterschätzt wurde, in beiden Fällen wurde also eher das obere Ende der Schöpfprobe betont. Außerdem war der Grad der Abweichung von der Sondenmessung für die zuerst gemessene Temperatur höher als für die später, bei weiterer Durchmischung, gemessene Leitfähigkeit. Die Unterschiede der Durchschnittswerte der obersten 20 m betragen für die Temperatur 11 % und für die Leitfähigkeit 3 %. Diese Meßgenauigkeit der Temperatur mußte in Kauf genommen werden, um den anderen Fehler, die Erwärmung der Probe, zu vermeiden. Der Fehler der Leitfähigkeitsmessung wäre zu vermeiden gewesen, ist aber als äußerst gering einzuschätzen. Bezüglich der Leitfähigkeitsmessungen, deren Abweichungen besonders bei Proben aus dem Tiefenbereich unterhalb der Thermokline bedeutsam war, ist auch eine Veränderung der Leitfähigkeitswerte durch intensiven Kontakt mit der Atmosphäre und eine dadurch bewirkte Änderung des Kohlendioxydgehaltes und eine Verschiebung des Kalk-Kohlensäure-Gleichgewichtes in Betracht zu ziehen.

Als Konsequenz der Messungen aus der Mischprobe ergibt sich vor allem eine geringe Auflösung des Temperaturprofils. So erreichte die  $10^\circ\text{C}$ -Isoplethe in der Zeit von August bis Dezember, den Sondenmessungen zufolge, ihre tiefste Lage zwischen 8 m und 9 m, den Messungen aus der Mischprobe zufolge aber zwischen den Meßpunkten 8–10 m und 10–12 m, also etwa zwischen 9 m und 11 m.

Infolge der Überschätzung der Temperatur (und der Unterschätzung der Leitfähigkeit) lagen die für August bis Dezember aus den Schöpfprobenmessungen berechneten abgeleiteten Parameter wie z.B. Wärmeinhalt (H) um durchschnittlich 10 % oder Gesamtarbeit (G) um 20 % über den aus den WTW-Sondenmessungen berechneten Werten (Schöpfprobenmessung:  $H = 475 \pm 203 \text{ MJ m}^{-2}$ ,  $185\text{--}740 \text{ MJ m}^{-2}$ ;  $G = 2.9 \pm 2.4 \text{ KJ m}^{-2}$ ,  $0.1\text{--}7.4 \text{ KJ m}^{-2}$ ; Sondenmessung:  $H = 426 \pm 162 \text{ MJ m}^{-2}$ ,  $188\text{--}640 \text{ MJ m}^{-2}$ ;  $G = 2.3 \pm 1.9 \text{ KJ m}^{-2}$ ,  $0.1\text{--}5.8 \text{ KJ m}^{-2}$ ;  $n=22$ ).

Für die Berechnung von Stabilitätsparametern der gesamten Wassersäule aus den WTW-Sondenmessungen wurden die Tiefenprofile der WTW-Sonde (20-m-Kabel) unterhalb von 20 m Tiefe durch Schöpfprobenmessungen (20–30 m) und Kippthermometermessungen (in 30 m, 40 m, 50 m, 75 m und 100 m Tiefe) ergänzt. Für die abgeleiteten Parameter kommt als weitere Schwierigkeit der Berechnung die im Abschnitt 3.1.6 dargestellte Abhängigkeit von den vertikalen Meßabständen hinzu. So lassen sich z.B. für die 0–20-m-Zone am 14. August aus dem Datensatz der SIS-Sonde mit verschiedenen Teildatensätzen folgende Wärmeinhaltswerte berechnen:

- $466 \text{ MJ m}^{-2}$  bei vertikalen Meßabständen von 0.1 m,
- $441 \text{ MJ m}^{-2}$  bei vertikalen Meßabständen von 1.0 m und
- $409 \text{ MJ m}^{-2}$  bei vertikalen Meßabständen von 2.0 m.



**Abb. 2:** Methodenvergleich von Temperatur ( $^{\circ}\text{C}$ ) und Leitfähigkeit ( $\mu\text{S cm}^{-1}$ ): In der obersten Reihe sind Tiefenprofile vom 14. August (links; SIS-Sonde und WTW-Sonde mit 20-m-Kabel) sowie vom 11. und 15. August (rechts; WTW-Sonde mit 20-m-Kabel und Messungen aus Schöpfproben) dargestellt. Mittlere Reihen: Isoplethen-Darstellungen der Differenzen zwischen Direktmessung (WTW-Sonde mit 20-m-Kabel) und Messungen aus Schöpfproben. Untere Reihe: Gesamtarbeit ( $\text{KJ m}^{-2}$ ) und Wärmehalt ( $\text{MJ m}^{-2}$ ) als Beispiele für die sich aus den unterschiedlichen Meßmethoden bei abgeleiteten Parametern ergebenden Unterschiede.



Die Berechnung aus den SIS-Sonden-Daten mit 1-m-Abständen stimmt sehr gut mit derjenigen aus der WTW-Sondenmessung (0–20 m, 1 m Meßabstand, 14. August) überein, die einen Wärmeinhalt von  $449 \text{ MJ m}^{-2}$  ergibt, wohingegen die aus den Schöpfproben berechneten Werte für den 11. und 15. August (0–20 m) mit  $594\text{--}576 \text{ MJ m}^{-2}$  deutlich (etwa 30 %) höher liegen. Die aus den ergänzten WTW-Sondenmessungen für die gesamte Wassersäule berechneten Stabilitätsparameter des 11. und 15. August lagen um 10 % (Wärmeinhalt) bzw. 35–45 % (Gesamtarbeit) über den aus dem Datensatz der SIS-Sonde (0.1 m Meßabstand) berechneten Werten vom 14. August. Die am 11. und 15. August aus den Schöpfprobenmessungen berechneten Stabilitätsparameter der gesamten Wassersäule liegen um 27–31 % (Wärmeinhalt) bzw. sogar 63–85 % (Gesamtarbeit) über den für den 14. August aus den SIS-Datensätzen berechneten Werten.

Die aus den Temperatur- und Leitfähigkeitsdaten der Schöpfproben berechneten Werte der Gesamtarbeit, der Stabilität und Windarbeit sowie des Wärmeinhaltes des Königssees stellen Maximalabschätzungen dieser Parameter dar und sind geeignet, die saisonale Entwicklung aufzuzeigen. In diesem Sinne wird die Gesamtarbeit als Parameter der Stabilität der thermischen Schichtung später bei der Einteilung der Saisonal-Phasen herangezogen. Für den Vergleich mit anderen Gewässern oder Untersuchungsjahren sind die Berechnungen aus den Datensätzen der SIS-Sonde geeigneter.

### 2.3.3 Nährstoffe

Für die Nährstoffanalytik wurden Proben zu je 2 l aus den Mischproben (0–8 m, 8–20 m und 20–30 m) sowie aus 40 m, 50 m und 100 m Tiefe genommen. Gleich nach der Ausfahrt wurden aus den 2-l-Proben 100 ml über  $0.2 \mu\text{m}$  (partikelfrei) filtriert (Zeitdifferenz zwischen Probennahme und Filtration maximal 4 Stunden), gekühlt in Teflonflaschen transportiert und 24 h nach Probennahme bis zur Analyse eingefroren. Chemische Analysen von sechs Probenserien (gelöstes reaktives Phosphat, Nitrat und Silicium) wurden freundlicherweise von der AG Chemie des Limnologischen Instituts Konstanz ausgeführt. Die Analytik erfolgte im Auto-Analyser (Fa. Technicon) nach Firmenanweisung, die Nitrat-Bestimmung (Summe aus Nitrit und Nitrat) wurde nach DOWNES (1978) modifiziert.

### 2.3.4 Meteorologische Daten

Meteorologische Daten wurden freundlicherweise durch die Nationalparkverwaltung zur Verfügung gestellt. Die meteorologische Meßstation ‚Forsthaus‘ befindet sich auf St. Bartholomä, also in unmittelbarer Nähe der Probennahmestelle. Gemessen wurde knapp 2 m über dem Wasserspiegel. Für den Zeitraum vom 1. April bis zum 26. Oktober standen 5000 Stundenmittelwerte der Windgeschwindigkeit und -richtung sowie 209 Tagesmittelwerte der Lufttemperatur zur Verfügung, 118 Tageswerte der Niederschlagsmenge lagen für die Zeit vom 1. Juli bis zum 26. Oktober vor.

## 2.4 Sichttiefe und euphotische Tiefe

Die Sicht- oder Secchitiefe ( $Z_s$  in m) wurde mit einer weißen Scheibe von 30 cm Durchmesser bestimmt. Aus diesen Werten wurde die euphotische Tiefe ( $Z_{eu}$  in m) nach einer von TILZER (1988) am Bodensee erstellten Formel abgeschätzt:

$$(1) Z_{eu} = 4.71 \times Z_s^{0.57} \quad r^2=0.85 \quad p<0.001$$

Die mit dieser Bodensee-spezifischen Formel gewonnenen Daten der euphotischen Tiefe sind nur eine grobe Abschätzung.

## 2.5 Biotische Parameter: Fixierung, Aufbereitung und Zählung

### 2.5.1 Phytoplankton

Phytoplanktonproben der Tiefenstufen 0–8 m, 8–20 m und 50 m wurden ausgewertet (insgesamt 96 Proben). Die Probenserie 20–30 m konnte aus Zeitgründen nicht bearbeitet werden. Es wurde angenommen, daß 50 % der in 50 m Tiefe abundanten Algen vital waren, nur diese wurden in die Berechnungen einbezogen.

Die Fixierung der Phytoplanktonproben erfolgte mit saurer Lugolscher Lösung nach UTERMÖHL (1958). Ein Probenvolumen von 250 ml wurde nach einer zwei- bis dreitägigen Vorsedimentation (Steilbrustflaschen,  $4^\circ\text{C}$ ) auf 100 ml eingeeengt und diese Proben in Sedimentationskammern mit 100 ml Aufsätzen nach UTERMÖHL (1958) ausgezählt. Die Vorsedimentation wurde durch die zeitweise geringen Phytoplankton-Abundanzen im Königssee notwendig. Eingeeengt wurden die Proben durch Absaugen des Überstandes, der verworfen bzw. stichprobenartig auf Rückstände untersucht wurde. Erwartungsgemäß enthielt der Überstand niemals größere, gut sedimentierende Algen. Die Konzentration kleinerer Algen ( $\mu$ -Algen) im Überstand lag um zwei bis drei Größenordnungen unter der in der Probe. Die als Folge der doppelten Sedimentation auftretende Unterschätzung der Abundanz kleiner und kleinster Phytoplankter liegt also im Prozent- und Promille-Bereich.

Die invertmikroskopische Auszählung der Proben erfolgte bei 320facher bzw. 100facher Vergrößerung. Es wurden vier bis sechs über Kreuz angeordnete Streifen bei starker Vergrößerung ausgezählt, so daß mindestens 50 über die ganze Kammer verteilte Individuen einer Art oder Gruppe erfasst wurden. Die minimale mit dieser Methode meßbare Abundanz lag bei  $88 \text{ Ind. l}^{-1}$ , als gesichert können Abundanzen von über  $4000 \text{ Ind. l}^{-1}$  angesehen werden. Für größere und zumeist seltenere Algenarten wurde bei schwächerer Vergrößerung die ganze Kammer durchgemustert, so daß die untere Grenze der gerade noch erfassten Abundanz hier bei  $4 \text{ Ind. l}^{-1}$  liegt und Werte über  $200 \text{ Ind. l}^{-1}$  als gesichert angesehen werden können.

Einige Phytoplankter (z.B. *Cosmarium spp.*) traten in so geringen Abundanzen auf, daß während der ganzen Untersuchung nie mehr als ein bis zwei Exemplare pro Probe vorlagen. Die starken Fluktuationen dieser Arten sind also auf methodische Probleme zurückzuführen. Gleichzeitig ist der Biomasseanteil dieser Arten äußerst

gering, so daß der Fehler, bezogen auf die Gesamtbio-  
masse des Phytoplanktons, nicht ins Gewicht fällt.

Andere Probleme ergaben sich bei der Gattung **Spirogyra**, deren watteartige, faustgroße, fädige Kolonien vom Rohrschöpfer nicht erfasst wurden und mit der Utermöhl-Technik auch nicht zu quantifizieren wären. Bei dieser Art, die eher zu den submersen Makrophyten gerechnet werden kann (SIEBECK, 1985), wurden nur die einzelnen Zellen bzw. kurzen Fäden im Plankton berücksichtigt. Bei hohen Strahlungsintensitäten bilden sich in den watteartigen Kolonien Luftbläschen, die Teile derselben vom Boden losreißen können (SIEBECK, 1985).

Als Bestimmungsliteratur wurden DEISINGER (1984), KÜMMERLIN & BÜRGI (1989) und SKUJA (1963) verwendet.

### 2.5.2 Autotrophes Picoplankton (APP)

Das Autotrophe Picoplankton der Tiefenstufen 0–8 m, 8–20 m, 20–30 m, 50 m und 100 m wurden ausgewertet (insgesamt 160 Proben).

Die Zellgröße autotropher Picoplankter (Zelldurchmesser von 0.2–2.0 µm) liegt im Bereich der Auflösungsgrenze des Lichtmikroskops, außerdem sedimentieren diese Zellen infolge ihrer geringen Größe nur unvollständig und können mit der Kammertechnik nicht adäquat gezählt werden. Sie wurden epifluoreszenzmikroskopisch (PORTER & FEIG, 1980) anhand ihrer Autofluoreszenz bei Grün- bzw. Blauanregung erfasst. Bei Grünanregung (Anregungsfilter 546 nm, FT 580 nm, LP 590 nm) fluoreszieren Cyanobakterien intensiv orange, während eukaryotische Zellen dunkelrot erscheinen. Blauanregung (Anregungsfilter 460–490 nm, FT 510 nm, LP 520 nm) verursacht eine gelbe bis hellorange Fluoreszenz phycoerithrinhaltiger Zellen, während eukaryotische Zellen nur sehr schwach (dunkelrot) zu erkennen sind. Eukaryotische µ-Algen wurden mit einem Anregungsfilter 365–440 nm, FT 460 nm, LP 470 nm gezählt. Verwendet wurde ein mit einer HBO-50-W-Lampe und Filtersatz aufgerüstetes Zeiss-Standard-Mikroskop.

Die Proben wurden mit 2 % Formaldehyd (Endkonzentration) fixiert und bei 4°C in Braunglasflaschen aufbewahrt. Probenvolumina von 10–20 ml wurden mit DAPI (4',6-Diamidino-2-Phenylindol) gefärbt, bei leichtem Unterdruck (150 mbar) über 0.2 µm Membranfilter (Durchmesser 20 mm, geschwärzte Nucleopore Filter) abgesaugt. Die DNA-Färbung mit DAPI erleichterte die Unterscheidung prokaryotischer APP-Zellen von eukaryotischen Zellen (bei UV-Anregung 365 nm, FT 395 nm, LP 397 nm).

Die Zählung des APP erfolgte bei 1000facher Vergrößerung unter Verwendung eines Okularzählquadrats, das einer Filterfläche von 97 x 97 µm entsprach. Es wurden bei geringer APP-Abundanz (50 m und 100 m Tiefe) 20–60-mm-Streifen von 97 µm Breite ausgewertet, so daß mindestens 200 Zellen gezählt wurden. Bei höheren Abundanz (Mischproben 0–8 m, 8–20 m und 20–30 m) wurden 30 bis 100 Zählquadrate, die in zwei senkrecht zueinander stehenden Linien über den Filter verteilt waren, ausgezählt. Wich die Varianz dieser Zähl-

lungen stark (>20 %) vom Mittelwert ab, wurde die Präparation wiederholt.

Bestimmungsliteratur war RIPPKA (1988).

### 2.5.3 Bakterien

Die Bestimmung der Bakterienzellzahlen erfolgte epifluoreszenzmikroskopisch aus denselben Proben (und z.T. in denselben Präparaten) wie die APP Zählungen. Probennahme, Fixierung, Aufbewahrung und Präparation der Proben erfolgte wie beschrieben. Die Auswertung erfolgte bei UV-Anregung (BP 365 nm, FT 395, LP 397 nm). Ausgezählt wurden die Zellen auf 30 bis 100 Flächen von 9.7 x 97 µm, die in zwei senkrecht zueinander stehenden Linien über den Filter verteilt waren. Die Probenvolumina wurden so gewählt, daß auf eine Zählfläche etwa 20 bis 50 Zellen kamen. Wich die Varianz um mehr als 20 % vom Mittelwert ab, wurde die Präparation wiederholt.

### 2.5.4 Heterotrophe Nanoflagellaten (HNF)

Heterotrophe Nanoflagellaten (HNF, 2–20 µm Durchmesser) wurden epifluoreszenzmikroskopisch aus denselben Proben wie das APP und Bakterien gezählt. Die Präparation unterschied sich nur insofern von den APP- und Bakterienproben, daß geschwärzte Filter mit einer Porenweite von 0.8 µm und sehr viel größere Volumina (bis zu 60 ml in 50 m und 100 m Tiefe) verwendet wurden. Bei geringer Abundanz (50 m und 100 m Tiefe) wurden bei 630facher Vergrößerung Streifen von 0.233 mm Breite und bis zu 100 mm Länge ausgewertet, bei höhere Abundanz oft nur 50 mm.

Da die Bestimmung heterotropher Nanoflagellaten äußerst diffizil ist, wurden besonders die kleineren in der Gruppe HNF < 5 µm zusammengefaßt. Bei dieser heterogenen Gruppe gibt es Übergänge zu den Picoflagellaten (0.2–2.0 µm), wie auch am anderen Ende des Spektrums die Grenze zu den Mikroflagellaten (20–200 µm) nicht exakt gezogen wird.

### 2.5.5 Ciliaten

Ciliaten wurden gemeinsam mit dem Phytoplankton in denselben Lugol-fixierten Proben gezählt.

Da die Ciliaten des Königssees bisher noch nicht untersucht worden sind und da die Bestimmung von Ciliaten aus Lugol-fixierten Proben problematisch ist, wurden Lebendbeobachtungen sowie umfangreiche Größenmessungen durchgeführt.

Bestimmungsliteratur für Ciliaten war CURDS (1982), CURDS et al. (1983), FOISSNER et al. (1990; 1991 & 1992) und MÜLLER (1991), zur Nachbestimmung wurde FOISSNER et al. (1994 & 1995) verwendet.

### 2.5.6 Rotatorien

Rotatorien wurden aus den Mischproben für die oberen 30 m des Sees ausgewertet (insgesamt 96 Proben). Dies erschien gerechtfertigt, da 85–100 % der Rotatorien in den obersten 50 m, 60–80 % aber bereits in den obersten 20 m des Königssees vorkommen (LAXHUBER, 1987).



Vorhergehende Versuche, Rotatorien in ähnlicher Weise wie Crustaceen durch Netzzüge (Maschenweite 50 µm, von 75 m Tiefe bis zur Oberfläche; vgl. Abschn. 2.5.7) zu beproben, erwiesen sich als unbrauchbar. Der durch die Verstopfung des Netzes bewirkte Rückstau war zu groß. Dies zeigten die geringen und nicht proportionalen Umdrehungszahlen des *flow-meters*. Diese Methode wäre nur bei Verwendung eines Schließnetzes brauchbar.

Probenvolumina von 4 x 3.4 l (0–8 m), 6 x 3.4 l (8–20 m) bzw. 5 x 3.4 l (20–30 m) aus den Schöpfproben wurden über ein Sieb der Maschenweite 50 µm abfiltriert. Das Sieb wurde mit Leitungs- oder Seewasser zurückgespült und die so gewonnene Probe in 4 % Zucker-Formol (Endkonz., nach HANEY & HALL, 1973) fixiert. Diese Proben wurden halbiert (Probenteiler Fa. Hydrobios). Eine Hälfte wurde für die Abundanzzählung verwendet, die anderen Hälften wurden gepoolt, aus dieser (nach Abundanz gewichteten) Gesamtmischprobe wurden Größenvermessungen durchgeführt. Die Rotatorien wurden nach KOSTE (1978 a & b) und RUTTNER-KOLISKO (1972) bestimmt.

### 2.5.7 Crustaceen

Crustaceen wurden mit Netzzügen über die gesamte Wassersäule (von 95 m, also etwa 8 m über Grund bis zur Oberfläche) beprobt. Die Ergebnisse der Zählungen wurden dann je nach Fragestellung auf die obersten 20 m (entsprechend etwa der trophogenen Zone) bzw. die gesamte Wassersäule bezogen. Da im Königssee tagsüber (10 h bis 15 h) etwa 80 % aller Crustaceen in den obersten 40 m der Wassersäule, also in oder in unmittelbarer Nähe der trophogenen Zone, vorkommen und da die tagesperiodische Vertikalwanderungen gering sind (SIEBECK; 1985), erscheint diese Vorgehensweise gerechtfertigt. Die Überschätzung der Crustaceen-Biomasse der obersten 20 m dürfte den Faktor zwei kaum überschreiten, da für nachts eine höhere Lage der Populationsschwerpunkte anzunehmen ist.

Verwendet wurde ein Planktonnetz mit einer Maschenweite von 100 µm und einem Öffnungsdurchmesser von 28 cm bei einer Länge von einem Meter. Diese Maschenweite ermöglicht es, in ein und derselben Probe alle Entwicklungsstadien der Crustaceen-Arten (incl. der Naupliuslarven) zu erfassen. Netzzüge über 0–20 m mit einem 50-µm-Netz ermöglichten Kontrollzählungen, die sicherstellten, daß keine Nauplien <100 µm vorkamen. Gleichzeitig bleibt (bei einem 100-µm-Netz) der durch Verstopfung des Netzes bewirkte Rückstau in vertretbaren Grenzen.

Der Durchfluß oder das tatsächlich filtrierte Volumen wurde durch ein Digital-*flow-meter* mit Rücklaufperre bestimmt. Das pro Netzzug filtrierte Volumen schwankte zwischen minimal 2701 Liter und maximal 4036 Liter, im Durchschnitt waren es 3324 Liter (± 722 Liter; n=32). Dies entspricht einer Filtrationsrate (filtration efficiency) von durchschnittlich 56.8 % (± 12.3 %; 46.2–69.0 %; Vk 21.7 %).

Die Proben wurden in 4 % (Endkonzentration) Zucker-Formol Lösung fixiert (HANEY & HALL, 1973). Mit einem

Probenteiler nach GELLER (in SCHWOERBEL, 1986) wurde eine solche Probe in Fraktionen zu jeweils 2.9 % der Gesamtprobe unterteilt. In einer Glasboden-Mäanderkammer (SCHWOERBEL, 1986) wurden diese Fraktionen am Invertmikroskop ausgewertet, dh. es wurden so viele Fraktionen ausgezählt, bis eine ausreichende Zahl von Tieren pro Gruppe gezählt und ihre Länge vermessen war. Die Fraktionierung ermöglichte es, für häufige Arten entsprechend weniger Fraktionen auszu-zählen als für seltenere Arten, und verringerte so den Arbeitsaufwand.

Copepoden wurden in folgenden Gruppen gezählt: Naupliuslarven (N I–VI), Copepoditstadien (C I–V), adulte Männchen, adulte Weibchen, eitragende adulte Weibchen und Anzahl der Eier.

Cladoceren wurden in (längenbezogenen) Größenklassen mit einer Klassengröße von 290 µm gezählt (Gk I = 290–580 µm, Gk II = 580–870 µm, Gk III = 870–1160 µm, Gk IV = 1160–1450 µm).

Bestimmungsliteratur war EINSLE (1975), KIEFER (1971) und FLÖSSNER (1972).

### 2.6 Berechnung flächenbezogener Abundanzen

Die Berechnung der Abundanzen unter einem Quadratmeter Seeoberfläche wurde für 0–20 m und 0–100 m durchgeführt. Ein homothermes Epilimnion war im Königssee nur selten vorhanden und dann nur von geringer Mächtigkeit. Für die Routine-Auswertung wurden daher die Mischproben 0–8 m und 8–20 m zur euphotischen Zone ( $Z_{eu}$ ) zusammengefasst (vgl. Abschn. 3.1.8). Die Abundanz in den oberen 20 m ( $N_{(0-20)}$ ) wurde wie folgt berechnet:

$$(2) N_{(0-20)} = (N_{(0-8)} \times 8) + (N_{(8-20)} \times 12)$$

wobei  $N_{(0-8)}$ =Abundanz pro Kubikmeter in der Mischprobe 0–8 m und  $N_{(8-20)}$ =Abundanz pro Kubikmeter in der Mischprobe 8–20 m ist. Für die Berechnung der Abundanzsumme in 0–100 m wurden angenommen, daß die Abnahme der Abundanz mit der Tiefe einer exponentiellen Abklingfunktion vom Typ:

$$(3) N_{(z)} = N_{(0)} \times e^{-\alpha z}$$

(ADAM et al., 1977; z=Tiefe in Metern,  $N_{(z)}$ =Abundanz pro Kubikmeter in der Tiefe z,  $N_{(0)}$ =Abundanz pro Kubikmeter bei z=0,  $\alpha$ =Exponentialkoeffizient) folgt. Das Integral über diese Funktion hat folgende Lösung:

$$(4) \int_{z(1)}^{z(2)} N_{(0)} \times e^{-\alpha z} dz = \frac{N_{(0)}}{\alpha} \times (e^{-\alpha z(1)} - e^{-\alpha z(2)})$$

Zur Berechnung der Exponentialkoeffizienten ( $\alpha$ ) aus Gleichung (3) wurde bei Phytoplankton und Ciliaten die Änderung der Abundanz zwischen 8–20 m und 50 m herangezogen, wobei die Abundanz in der Mischprobe als Abundanz in 14 m Tiefe gesetzt wurde. Soweit eine Art in 50 m Tiefe abundant war, wurde der Exponentialkoeffizient für das Integral über 50 bis 100 m unter der Annahme berechnet, daß in 100 m Tiefe noch eine Zelle der Art pro Kubikmeter abundant war.

Tab. 4: Parameter zur Biomasseberechnung des Phytoplanktons: Zugrundegelegte geometrische Figur (Z.=Zelle, Kol.=Kolonie, Sp.=Spindel, El.=Rotationsellipsoid, Qu.=Quader, Zy.=Zylinder, Fo.=Formel nach DEISINGER, 1984), Anzahl der Zellen pro Kolonie, Abmaße der Zellen und Kolonien ( $\mu\text{m}$ ) und Biomasse der Zellen bzw. Kolonien ( $\text{pg C Ind}^{-1}$ ).

Systematische Gruppe	geometrische Figur der Zelle und Faktor (Zellen pro Kolonie)	Abmaße Zellen (Kolonien) Länge x Breite oder Durchmesser in $\mu\text{m}$	Biomasse in $\text{pg C pro Zelle (pro Kolonie)}$
<i>Aphanocapsa spec.</i>	Ku. (Kol.50)	1,25 x 1,25 (25)	0,190 (10)
<i>Aphanothece spec.</i>	El. (Kol.15)	3,5 x 0,7 (15)	0,171 (2,6)
<i>Synechococcus spec.</i>	El.	0,4–2,4	0,006–1,4
<i>Lyngbya limnetica</i>	El. (Kol.5)	2 x 1 (10x1)	0,380 (1,9)
<i>Cryptomonas erosa</i>	El. x f=0,8	35 x 16	413
<i>C. marssonii</i>	Sp.	20 x 9	75
<i>Rhodomonas lacustris</i>	Sp. x f=0,8	13 x 7	23
<i>R. minuta</i>	Sp. x f=0,8	10 x 6	13
<i>Amphidinium spec.</i>	El. x f=0,8	16 x 13	124
<i>Ceratium hirundinella</i>	Fo.	160 x 60	5500
<i>Glenodinium spec.</i>	El. x f=0,8	37 x 25	1067
<i>Gymnodinium helveticum</i>	Sp. x f=0,9	49 x 28	1595
<i>Peridinium willei</i>	El. x f=0,8	42 x 48	4461
<i>P. inconspicuum</i>	El. x f=0,8	20 x 23	484
<i>Chrysochromulina spec.</i>	El.	5 x 4	4
<i>Chlamydomonas spec.</i>	El.	8 x 4	8
<i>Scherffelia spec.</i>	El.	35 x 12	290
<i>Actinastrum hantzschii</i>	Sp. (Kol.8)	14 x 3 (28x28)	6 (44)
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	Sp. (Kol.20)	100 x 5 (100x25)	116 (2310)
<i>A. gracilis</i>	Sp.	23 x 4	17
<i>Characium spec.</i>	Sp.	100 x 25	2145
<i>Chlorella spec.</i>	Ku.	4 x 4	3
<i>Coelastrum reticulatum</i>	Ku. (Kol.4–32)	5–10 x 5–10 (10–100)	7–58 (1900)
<i>Coenochloris spec.</i>	El. (Kol.10)	6 x 4 (50)	6 (60)
<i>Crucigenia tetrapedia</i>	Qu. x f=0,25	10 x 10	28
<i>Monoraphidium contortum</i>	Sp.	15 x 3	6
<i>Pediastrum boryanum</i>	Qu. x f=0,5 (Kol.34)	10 x 10 (60)	55 (1870)
<i>Scenedesmus spec. (klein)</i>	El.	5 x 2	1
<i>S. spec. (groß)</i>	El.	10 x 3	5
<i>S. quadricauda</i>	El. (Kol.4)	25 x 5 (20x25)	36 (145)
<i>Tetraedron minimum</i>	Qu. x f=0,25	8 x 8	14
<i>Elakatothrix genevensis</i>	Sp.	25 x 4	19
<i>Koliella longiseta</i>	Sp.	50 x 2	11
<i>Spirogyra spec.</i>	Zy. (Kol.viele)	90 x 30 (einige cm)	7150
<i>Cosmarium depressum</i>	El. x f=0,5	23 x 24	382
<i>C. margaritaceum</i>	El. x f=0,5	23 x 24	382
<i>C. spec.</i>	El. x f=0,5	12 x 13	58
<i>Staurastrum cingulum</i>	Fo.	50 x 35	1210
<i>S. vestitum</i>	Fo.	50 x 40	1320
<i>Platymonas cordiformis</i>	Qu.	11 x 8	77
<i>Bitrichia chodatii</i>	El.	11 x 5 (Borsten 28)	22
<i>Chrysamoeba spec.</i>	Ku.	7 x 7	20
<i>Chrysolykos skujae</i>	El.	7 x 4 (G.16x20)	7
<i>Dinobryon borgei</i>	El. (einzeln)	13 x 4 (G.21x3)	12
<i>Dinobryon spp. (ca. 4 Arten)</i>	El. (Kol.100)	13 x 9 (G.30–115x6–15)	61 (6050)
<i>Kephyrion spec.</i>	El. x f=0,8	8 x 5	9
<i>Mallomonas tonsurata</i>	El.	24 x 11	165
<i>M. elongata</i>	El.	50 x 13	495
<i>Phaeaster aphanaster</i>	El.	9 x 8	33
<i>Uroglena americana</i>	El. (Kol.1000)	7 x 5 (250)	10 (9900)
<i>Cyclotella bodanica</i>	Zy. x f=0,7	23 x 23	770
<i>C. comta</i>	Zy. x f=0,4	18 x 18	187
<i>Melosira spec.</i>	Zy. (Kol.20)	17 x 10 (350x10)	143 (2860)
<i>Stephanodiscus spec.</i>	Zy. x f=0,6	8 x 8	26
<i>Achnanthes spec.</i>	Sp.	14 x 7	32
<i>Asterionella formosa</i>	Qu. (Kol. 8)	85 x 2 (170x170)	37 (300)
<i>Cymbella spec.</i>	Sp.	20 x 7	45
<i>Fragilaria crotonensis</i>	Qu. xf=0,7 (Kol.50)	150 x 2 (150x100)	44 (2200)
<i>Navicula spec.</i>	Sp.	25 x 8	74
<i>Synedra acus</i>	Qu.	150 x 3	149
<i>S. acus var. angustissima</i>	Qu.	300 x 3	297
<i>S. nana</i>	Qu.	80 x 2	35
<i>Tabellaria fenestrata</i>	Qu. x f=0,3 (einzeln)	40 x 12	190
<i>T. flocculosa</i>	Qu. x f=0,3 (Kol.50)	40 x 12 (600x40)	190 (9515)

Bei den Epifluoreszenzproben (APP, HNF, Bakterien) wurde die Summe über 0–20 m, wie beschrieben, aus den Mischproben 0–8 m und 8–20 m berechnet. Die Summe über 0–100 m wurde aus den Mischproben 0–8 m, 8–20 m und 20–30 m und den Integralen über die wiederum als exponentiell angenommenen Übergänge zwischen der Mischprobe 20–30 m und der punktuellen 50-m-Probe sowie zwischen 50 m und 100 m berechnet. Die Berechnung des Exponentialkoeffizienten erfolgte unter der Annahme, die mittlere Abundanz 20–30 m sei gleich der Abundanz in 25 m Tiefe.

Über 0–100 m kumulierte Rotatorien-Abundanzen wurden, soweit eine Art in der Mischprobe 20–30 m abundant war, unter der Annahme berechnet, daß die Abundanz der Art exponentiell auf Null in 100 m Tiefe abnahm. Der Exponentialkoeffizient wurde aus den Abundanzen der jeweiligen Art in den Mischproben 8–20 m und 20–30 m (bzw. 0–8 m und 20–30 m falls die Art in 8–20 m fehlte) berechnet. War die Art ausschließlich in 20–30 m abundant, wurde angenommen, daß in 100 m noch ein Tier pro Kubikmeter vorlag.

## 2.7 Biomasseberechnung

Um die Biomassen verschiedener Organismengruppen vergleichen zu können, wurden alle Biomasseangaben in Zellkohlenstoffeinheiten berechnet. Die flächenbezogene Biomasse ( $\text{mg C m}^{-2}$ ) einer Gruppe ist das Produkt aus flächenbezogener Abundanz ( $\text{Ind. m}^{-2}$ ) der Gruppe und ihrem Kohlenstoffindex ( $\text{pg C Ind.}^{-1}$ ).

### 2.7.1 Phytoplankton

Die Biomasseberechnung erfolgte mit konstanten Umrechnungsfaktoren, saisonale Variationen wurden nicht berücksichtigt. Eigene Beobachtungen und Messungen wurden mit Literaturwerten (DEISINGER, 1984; KÜMMERLIN & BÜRGI, 1989) kombiniert und zur Berechnung des Biovolumens jeder Art verwendet. Das Biovolumen wurde unter der Annahme eines Zellkohlenstoffgehaltes von 11 % ( $110 \text{ fg C } \mu\text{m}^{-3}$ ) in kohlenstoffbezogene Biomassewerte umgerechnet (ROCHA & DUNCAN, 1985).

Die Klasse Dinophyceae umfaßt einige farblose, heterotrophe Flagellaten, wie z.B. **Gymnodinium helveticum** (Kümmerlin pers. Mitt.). Diese werden in der Darstellung der Ergebnisse aus traditionellen Gründen zunächst bei den Algen belassen, in späteren Abschnitten unter funktionellen Aspekten aber zu den heterotrophen Flagellaten gestellt.

In Tabelle 4 sind die zur Volumenberechnung der einzelnen Arten verwendeten Annahmen betreffs der geometrischen Figur und der typischen Zellabmaße sowie die sich daraus ergebenden Volumina und Kohlenstoffwerte angegeben.

### 2.7.2 Autotrophes Picoplankton (APP)

Das APP des Königssees besteht in erster Linie aus **Synechococcus**-artigen Zellen, wie sie auch im Bodensee auftreten. Zur Biomasseberechnung wurde daher die Größenverteilung dieser Gruppe im Bodensee herangezogen. Solche Größenspektren wurden vom

Tab. 5: Größenspektrum *Synechococcus*: Größenklassen (GK) als dekadischer und dualer Logarithmus der Biomasse (B in  $\text{pg C Ind.}^{-1}$ ), absolute Biomasse ( $\text{fg C Ind.}^{-1}$ , hypothetischer Kugeldurchmesser bei einem C-Index von  $190 \text{ fg C } \mu\text{m}^{-3}$  (GIANI nach GAEDKE, 1992 a), Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung des prozentualen Anteils der Größenklasse, Variationskoeffizient (%), Minimum und Maximum (%). Nach Daten aus dem SFB 248 von Ulrich Kenter (n=7).

$\log_{10}(B)$ ( $\text{pg C Ind.}^{-1}$ )	$\log_2(B)$ ( $\text{pg C Ind.}^{-1}$ )	Biomasse (B) ( $\text{fg C Ind.}^{-1}$ )	Durchmes. ( $\mu\text{m}$ )	Anteil der GK Mw. $\pm$ Std.(%)	Vk. (%)	Min.–Max. (%)
-2.3	-7.6	5.0	0.369	0.029 $\pm$ 0.049	170.8	0.0– 0.1
-2.2	-7.3	6.3	0.399	0.029 $\pm$ 0.076	264.6	0.0– 0.2
-2.1	-7.0	7.9	0.430	0.043 $\pm$ 0.114	264.6	0.0– 0.3
-2.0	-6.6	10.0	0.465	0.086 $\pm$ 0.187	217.5	0.0– 0.5
-1.9	-6.3	12.6	0.502	0.086 $\pm$ 0.122	141.7	0.0– 0.3
-1.8	-6.0	15.8	0.542	0.214 $\pm$ 0.376	175.5	0.0– 1.0
-1.7	-5.6	19.9	0.585	1.086 $\pm$ 1.327	122.2	0.2– 3.9
-1.6	-5.3	25.1	0.632	1.201 $\pm$ 1.873	156.0	0.0– 5.3
-1.5	-5.0	31.6	0.682	2.129 $\pm$ 1.850	86.9	0.0– 5.3
-1.4	-4.7	39.8	0.737	4.173 $\pm$ 3.085	73.9	1.4– 9.5
-1.3	-4.3	50.1	0.795	6.129 $\pm$ 3.659	59.7	2.1–13.2
-1.2	-4.0	63.1	0.859	8.201 $\pm$ 4.520	55.1	3.4–16.8
-1.1	-3.7	79.4	0.927	11.343 $\pm$ 3.460	30.5	7.6–18.1
-1.0	-3.3	100.0	1.001	13.515 $\pm$ 2.028	15.0	10.6–17.0
-0.9	-3.0	125.9	1.081	13.759 $\pm$ 3.442	25.0	9.7–18.8
-0.8	-2.7	158.5	1.168	12.800 $\pm$ 4.528	35.4	6.8–20.7
-0.7	-2.3	199.5	1.261	10.612 $\pm$ 5.730	54.0	2.6–20.7
-0.6	-2.0	251.2	1.361	7.084 $\pm$ 4.020	56.7	0.7–13.0
-0.5	-1.7	316.2	1.470	4.298 $\pm$ 3.415	79.5	0.2– 9.7
-0.4	-1.3	398.1	1.587	1.799 $\pm$ 1.757	97.7	0.1– 5.4
-0.3	-1.0	501.2	1.714	0.985 $\pm$ 1.301	132.1	0.0– 3.7
-0.2	-0.7	631.0	1.851	0.300 $\pm$ 0.428	142.7	0.0– 1.0
-0.1	-0.3	794.3	1.998	0.071 $\pm$ 0.189	264.6	0.0– 0.5
0.0	0.0	1000.0	2.158	0.029 $\pm$ 0.075	264.6	0.0– 0.2



SFB 248 für sieben der zehn Bodensee-typischen Plankton-Entwicklungsphasen berechnet (vgl. GELLER et al., 1991). Da diese Entwicklungsphasen nicht für den Königssee übernommen werden können und, um keine überhöhte Genauigkeit vorzutäuschen, wurden die Mittelwerte dieser sieben Phasen verwendet, wie sie in Tabelle 5 dargestellt sind. Aus diesen Daten ergibt sich ein gewichteter Mittelwert von 139 fg C pro APP-Zelle.

### 2.7.3 Bakterien

Die Biomasseberechnung der Bakterien erfolgte nach einer vom SFB 248 für den Bodensee erarbeiteten Größenverteilung (vgl. Tab. 6), aus der sich ein gewichteter Mittelwert von 17 fg C pro Bakterienzelle ergibt.

**Tab. 6: Größenspektrum der Bodensee-Bakterien nach Daten des SFB 248 von Meinhard Simon: Größenklasse (dualer Logarithmus der Biomasse in pg C Zelle<sup>-1</sup>), Biomasse (fg C Zelle<sup>-1</sup>); mittlerer Anteil der Größenklasse (%; n=3).**

Größenklasse (log <sub>2</sub> B)	Biomasse (B) (fg C Zelle <sup>-1</sup> )	Anteil (%)
-7	7.8	25.290
-6	15.6	54.667
-5	31.3	18.680
-4	62.5	1.316
-3	125.0	0.046

### 2.7.4 Heterotrophe Nanoflagellaten (HNF)

Die Berechnung der Biomasse der HNF erfolgte unter Zugrundelegung der in Tabelle 7 angegebenen geometrischen Figuren. Gerechnet wurde mit dem längenbezogenen Mittelwert der jeweiligen Zählklasse. Zur Kohlenstoffberechnung wurde ein Kohlenstoffgehalt von 22 % (220 fg C µm<sup>-3</sup>; BORSHEIM & BRATBAK, 1987) angenommen.

### 2.7.5 Ciliaten

Die Biovolumenberechnung der Ciliaten erfolgte anhand der während der Zählung mit dem Okularmikrometer durchgeführten Größenvermessungen (n=19000 vermessene Tiere). Unter Zugrundelegung geometrischer Figuren wurden aus Länge und Breite der Tiere das Volumen im fixierten Zustand berechnet, wobei angenommen wurde, daß das Lebendvolumen um den Faktor 1.4 größer war (MÜLLER & GELLER, 1993).

Die meisten Arten wurden als Rotationsellipsoide behandelt (**Balanion**, **Urotricha**, **Askenasia**, **Cohnilembus**, **Solenophrya**, **Tintinnidium**, **Epistylis**, **Paracolpidium** und **Chasmatostoma**), wobei für **Paracolpidium** und **Chasmatostoma** der Abflachung des Zellkörpers durch einen Faktor von 0.5 Rechnung getragen wurde. **Strobilidium**, **Strombidium** und **Halteria** wurden als Kegelstumpf behandelt. Für die Biomasseberechnung wurde nach TURLEY et al. (1986) ein Kohlenstoffgehalt von 11 % (110 fg C µm<sup>-3</sup>) angenommen.

Die Biomasse einer Art pro Flächeneinheit (0–20 m und 0–100 m) ergab sich aus der Multiplikation der kumulierten Abundanz mit dem Tagesmittelwert des Individualgewichts dieser Art. In den Tagesmittelwert des Individualgewichts gingen die Größenvermessungen aus drei Tiefenstufen ein. Da alle gezählten Ciliaten vermessen wurden, ist dieser Wert nach der Abundanz gewichtet. In Abbildung 26 ist die Entwicklung der Individualgewichte der Ciliatenarten über die Zeit dargestellt, die saisonalen Mittelwerte sind in Tabelle 25 aufgeführt.

### 2.7.6 Rotatorien

Zur Biomasseberechnung wurden aus der gepoolten Gesamtmischprobe möglichst viele Individuen vermessen (MOP-Videoplan, Meßvorschrift nach RUTTNER-KOLISKO, 1977), wobei die häufigeren, biologisch bedeutsameren Arten bevorzugt wurden. Diese im Vergleich zur Aufnahme von Tagesmittelwerten weniger arbeitsaufwendige Vorgehensweise erschien sinnvoll, da parallel zur Abundanzzählung durchgeführte okularmikrometrische Messungen einiger Arten gezeigt hatten, daß die Änderungen der individuellen Biomasse über den Untersuchungszeitraum gering waren (Die mit kleinem n gemessenen Tagesmittelwerte lagen im wesentlichen im Bereich des Jahresmittelwertes ± Standardabweichung. Vgl. Abb. 35 und Tab. 30).

Das Biovolumen wurde nach RUTTNER-KOLISKO (1977) und daraus die Biomasse in Trockengewichtswerten nach PAULI (1989) berechnet, diese Werte wurden unter der Annahme eines Kohlenstoff-Anteils von 50 % des Trockengewichts (LATJA & SALONEN, 1978) in Kohlenstoff umgerechnet.

Alle Eier wurden als Rotationsellipsoide behandelt, es wurde ein Trockengewichtsanteil von 35 % angenommen, wie ihn BIKAR (1986) für **Daphnia**-Eier beschreibt.

**Tab. 7: Biomasseberechnung der heterotrophen Flagellaten-Gruppen: Angegeben sind die der Berechnung zugrundeliegenden geometrischen Figuren, die minimalen bis maximalen Abmaße der Zählklassen (Durchmesser bzw. Länge und Breite in µm) sowie minimale, mittlere (längenbezogene) und maximale Biomassewerte (pg C Zelle<sup>-1</sup> bei einem Zellkohlenstoffgehalt von 0.22 pg C µm<sup>-3</sup>).**

Flagellatengruppe	Figur	Abmaße (µm)	Biomasse (pg C Zelle <sup>-1</sup> )
a) div. HNF incl. Picoflagellaten	Kugel	ø 1–5	0.1 – 1.8 – 14.4
b) Choanoflagellaten auf <b>Asterionella</b>	Kugel	ø 1–5	0.1 – 1.8 – 14.4
c) <b>Spumella</b> -Typ	Diskus	ø 5–15	5.4 – 43.1 – 145.5
d) <b>Katablepharis</b> -Typ	Spindel	10–15 x 5–10	23.0 – 64.8 – 138.3
e) große HNF bzw. Mikroflagellaten	Ellipsoid	15–25 x 10–15	172.9 – 360.3 – 648.5

Tab. 8: Parameter der Längen-Gewichtsrelationen der Crustaceen: N.=Nauplius-Stadien, C.=Copepodit-Stadien, Ad.=Adulte, L=Länge (mm); Quellen: (1) BOTTRELL et al., (1976); (2) WÖLFL (1989); (3) GELLER & MÜLLER (1985).

Königssee-Art	Original-Art	Stadien	Wertebereich L	ln(a)	b	Quelle
<b>Arctodiaptomus alpinus</b>	<b>Eudiaptomus gracilis</b>	N.-Ad.	0.12–1.14	1.8504	2.3731	(2)
<b>Cyclops abyssorum</b>	<b>C. abyssorum</b>	C.II-Ad.	0.66–1.70	2.2128	2.2947	(1)
Naupliuslarven	<b>C. scutifer</b>	N.I-N.VI	0.14–0.29	2.5442	2.3696	(1)
<b>Daphnia hyalina</b> (stratifizierter See)	<b>D. hyalina</b> (stra.)	–	–	1.7622	3.2488	(3)
<b>D. hyalina</b> (nicht stratifizierter See)	<b>D. hy.</b> (nicht stra.)	–	–	1.6057	2.8162	(3)
<b>Ceriodaphnia quadrangula</b>	<b>C. quadrangula</b>	–	0.30–0.71	2.5623	3.3380	(1)
<b>Bosmina longispina</b>	<b>Bosmina spp.</b>	–	0.28–0.95	3.0896	3.0395	(1)

Für die Berechnung der individuellen Biomasse (Kohlenstoff-Indices) der weniger häufigen Arten wurde eine Reihe Annahmen getroffen:

- Adulte und Eier von **Keratella cochlearis forma tecta** haben jeweils dieselben Kohlenstoff-Indices wie **Keratella cochlearis** Adulte und Eier.
- Eier von **Notholca caudata**, **Synchaeta cf. tremula** und **Filina terminalis** haben jeweils denselben Kohlenstoff-Index wie Adulte.
- nach PAULI (1989) wurde ein Kohlenstoff-Index von 15 ng C Ind.<sup>-1</sup> für **Trichocerca spec.**, von 20 ng C Ind.<sup>-1</sup> für **Polyarthra major** und von 10 ng C Ind.<sup>-1</sup> für **Pompholyx sulcata** angenommen.

### 2.7.7 Crustaceen

Die Biomasse der Crustaceen wurde für jede Probenserie nach Längen-Gewichts-Relationen (LGR) vom Typ

$$(5) \ln(W) = \ln(a) + b \times \ln(L)$$

berechnet (W=Trockengewicht in µg pro Tier; L=Länge in mm; a und b=artspezifische Konstanten). Die Konstanten a und b wurden der Literatur entnommen und sind in Tabelle 8 zusammengestellt. Vermessen (MOP Videoplan) wurden jeweils um 100 Nauplien und ebenso viele ältere Stadien.

Bei **Cyclops**-Copepoditen und -Adulten wurde die Körperlänge von der Vorderkante des Kopfsegmentes bis zum Hinterrand des letzten Thorakalsegmentes gemessen, bei **Arctodiaptomus** bis in die Gabelung der Furca. Bei den Längenmessungen wurde nicht zwischen Nauplien von **Cyclops** und **Arctodiaptomus** differenziert. Für beide Copepoden-Arten wurden Copepodit-Stadien und adulte Individuen jeweils in einer Gruppe vermessen.

Die von BOTTRELL et al. (1976) für **Arctodiaptomus spinosus** gegebene LGR wurde zugunsten einer solchen für die nahe verwandte Art **Eudiaptomus gracilis** ignoriert, da BOTTRELL einer anderen Meßvorschrift folgt. Ab September waren die Abundanzen von **Arctodiaptomus alpinus** und damit auch die Anzahl vermessener Tiere äußerst gering. Ab diesem Zeitpunkt wurde zur Biomasseberechnung von **Arctodiaptomus** ein konstanter Mittelwert über alle Messungen von September bis Dezember verwendet (vgl. Abb. 49).

Zur Biomasseberechnung der Cladoceren wurde die gewichtsbezogenen Klassenmittelpunkte mit der Abun-

danz multipliziert. Für **Daphnia hyalina** wurde eine verbesserte Formel zur Biomasseberechnung verwendet, welche nicht nur den Stratifikationszustand des Sees, sondern auch die mittlere Eizahl (E) der Gelege adulter Weibchen berücksichtigt (GELLER & MÜLLER, 1985). Für stratifizierte (6) und nicht stratifizierte (7) Gewässer:

$$(6) \ln(W) = (1.5593 + 0.0613 \times E) + \ln(L) \times (3.2709 + 0.0017 \times E)$$

$$(7) \ln(W) = (1.5532 + 0.0613 \times E) + \ln(L) \times (2.8048 + 0.0017 \times E)$$

Bei den anderen Gruppen wurden die Eier in folgender Weise berücksichtigt: Für **Cyclops**-Eier wurde ein Trockengewicht von 0.13 µg angenommen und für **Arctodiaptomus**-Eier wurden ein an **Eudiaptomus**-Eiern bestimmter Wert von 0.20 µg pro Ei verwendet (WÖLFL, 1989). Cladoceren-Eier wurden nach der jeweiligen LGR berechnet, wobei als Länge die Untergrenze der Größenklasse I (0.29 mm) angenommen wurde. Alle Ei-Biomassen wurden als konstant angenommen. Für die Umrechnung von Trockengewicht in Kohlenstoff wurde ein C-Gehalt von 50 % angenommen (LATJA & SALONEN, 1978).

### 2.8 Biomasse-Größenspektren

Biomasse-Größenspektren sind ein holistischer Ansatz für den zeitlichen und räumlichen Vergleich von Ökosystemen, sie eröffnen darüber hinaus vielfältige Möglichkeiten der Ökosystemanalyse (GAEDKE 1993). Biomasse-Größenspektren werden erstellt, indem alle Organismen entsprechend ihres Individualgewichtes logarithmisch skalierten Größenklassen zugeordnet werden und ihre Biomasse aufaddiert wird.

Um die Vergleichbarkeit mit am Bodensee gewonnenen Ergebnissen (GAEDKE 1992 a & b; 1993) zu optimieren, wurde die Biomasse auch für diese Untersuchung in Kohlenstoffeinheiten (pg C Ind.<sup>-1</sup>) ausgedrückt. Die Größenklassen wurden im dualen Logarithmus skaliert, so daß sich das Individualgewicht von Größenklasse zu Größenklasse verdoppelt. Die Grenzen einer Größenklasse wurden eine halbe logarithmische Einheit ober- bzw. unterhalb des Klassenmittelpunktes angesetzt. Die Grenzen z.B. der Größenklasse 8 reichen somit von 7.5 bis 8.5, d.h. alle Organismen mit Individualgewichten von 181–362 pg C Ind.<sup>-1</sup> werden dieser Größenklasse zugeordnet.

Die Individualgewichte der einzelnen Organismengruppen wurden wie im Abschnitt 2.7 beschrieben berechnet. Mit den nach Abschnitt 2.6 berechneten flächenbe-



zogenen Abundanzen der obersten 20 m (durchschnittliche Mächtigkeit der euphotischen Zone im Königssee 1992) und der gesamten Wassersäule (0–100 m) wurde die Biomassekonzentration der einzelnen Größenklassen berechnet.

Koloniebildende Organismen (im Königssee 1992 nur autotrophe Organismen) wurden einmal den ihren Einzelzellen und einmal den der gesamten Kolonie entsprechenden Größenklassen zugerechnet. Kolonien wurden also je nach Fragestellung als eine Einheit oder als Einzelzellen behandelt.

Die Biomasse-Größenspektren wurden auf zwei Arten dargestellt: Erstens als Spektren vom Sheldon-Typ (dekadischer Logarithmus der Biomasse versus Größenklasse) einmal getrennt nach einzelnen Organismengruppen (Bakterien, APP, Algen, HNF, Ciliaten, Rotatorien, herbivore und potentiell carnivore Crustaceen) und einmal für die über diese Organismengruppen aufaddierte Biomasse (SHELDON et al., 1972). Zweitens wurden normalisierte Biomasse-Größenspektren nach PLATT & DENMAN (1977 & 1978) berechnet. Die Normalisierung erfolgte mittels Division der Biomasse in einer Größenklasse durch das mittlere Individualgewicht der Größenklasse. Die normalisierte Biomasse kann auch als durchschnittliche Abundanz pro Größenklasse verstanden werden (Darstellung als dualer Logarithmus der Abundanz versus Größenklasse). Die Steigung einer linearen Regression des normalisierten Biomassenspektrums gibt ein Maß für die trophische Weitergabeneffizienz des Ökosystems (GAEDKE, 1993; vgl. Abschn. 4.3.3).

Es werden Biomasse-Größenspektren der zeitgewichteten Mittelwerte der Biomassekonzentration der Vegetationsperiode („seasonal average“; n=32 Probenreihen von April bis Dezember) und einzelner Phasen (vgl. Abschn. 3.8.3 und 3.8.4) sowie in einigen Fällen auch der einzelnen Probenreihen dargestellt.

Da die Berechnung normalisierter Biomasse-Größenspektren eine Logarithmierung der Biomassekonzentration erfordert, ist die Behandlung nicht-besetzter Größenklassen (hier definiert als Größenklassen ohne nachweisbare Biomasse) problematisch. Solche Größenklassen aus der Berechnung der Regression herauszunehmen, verfälscht die Steigungen und führt zu fehlerhaft hohen Regressionskoeffizienten. Bei der Berechnung der Steigung der normalisierten Biomasse-Größenspektren ergab sich dieses Problem im Königssee 1992 nur bei der Berechnung der Spektren einzelner Probenreihen und nur bei der Größenklasse 24. Hier wurde eine minimale Besetzung der Größenklasse mit  $1 \text{ pg C ml}^{-1}$  (entsprechend etwa ein bis zwei großen Daphnien in der Wassersäule unter einem Quadratmeter) angenommen.

Bei der Darstellung von Spektren vom Sheldon-Typ wurde für die einzelnen Organismengruppen eine Minimalkonzentration von  $10 \text{ pg C ml}^{-1}$  angesetzt. Dementsprechend gehen die in geringen Konzentrationen auftretenden extrem kleinen oder extrem großen Organismen (z.B. APP der Größenklasse -8 oder HNF der Größenklasse 9) nicht in die Darstellung der Einzelgruppen (Abb. 57 und 58 oben), wohl aber in die über die Gruppen aufsummierten Biomasse (Abb. 57 und 58 unten) ein.

Aus den Biomasse-Größenspektren wurde nach GAEDKE (1993 & 1995) die metabolische Aktivität der Planktongesellschaft (M) oder einzelner Größenklassen ( $M_i$ ) geschätzt:

$$(8) \quad M = c \times \sum B_i \times w_i^{-b}, \quad \text{bzw.} \quad M_i = c \times B_i \times w_i^{-b}$$

( $B_i$ =Biomasse pro Größenklasse der jeweiligen Gruppe,  $w_i$ =mittleres Gewicht der Größenklasse). Der Wert der Proportionalitätskonstante c hängt vom jeweils betrachteten metabolischen Prozeß und der bearbeiteten Organismengruppe ab und wurde nicht fixiert, die metabolische Aktivität ist daher nur in relativen Einheiten angegeben (vgl. GAEDKE 1993 & 1995). Für den Exponenten b wird meist ein Wert von 0.25 eingesetzt (PETERS, 1983 a; MOLONEY & FIELD, 1989), dieser dürfte für kleine Einzeller (Algen und HNF) zu hoch sein (PLATT & SILVERT, 1981; BANSE, 1982; SOMMER, 1989 b), für diese Gruppen wurde ein Wert von  $b=0.15$  verwendet (JOINT & POMROY, 1988; JOINT, 1991).

Weiterhin ist die Berechnung der metabolischen Aktivität der Bakterien problematisch. Ein großer Teil der Biomasse planktischer Bakterien ist vermutlich metabolisch nicht aktiv oder zumindest nicht so aktiv wie es die allometrische Beziehung andeutet (GAEDKE, 1993). Daher wurden als Maximalabschätzung die volle metabolische Bakterienaktivität ( $b=0.15$ ) und 1% dieses Wertes als Minimalabschätzung berechnet.

Außerdem wurden sogenannte reduzierte Biomasse-Größenspektren für die Größenklassen 1 bis 24 berechnet, die zudem besser mit vielen Literaturwerten vergleichbar sind.

In den folgenden drei Abschnitten wird die Berechnung der Größenverteilung der einzelnen Planktongruppen dargestellt.

#### 2.8.1 Bakterien und APP

Für diese beiden Gruppen wurden die auch zur Biomasseberechnung verwendeten Größenspektren des SFB 248 (vgl. Abschn. 2.7.2 und 2.7.3 sowie Tab. 5 und 6) zugrundegelegt. Eine eventuelle saisonale Variabilität der Organismengröße wurde nicht berücksichtigt.

#### 2.8.2 Phytoplankton, HNF und Cladoceren

Das in Tabelle 4 angegebene Individualgewicht in Kohlenstoffeinheiten der einzelnen Phytoplanktonarten wurde in duale Logarithmen umgerechnet, wobei der Größenvariabilität der Individuen einer Population durch eine Spreizung (Dritteln) der Biomasse auf die angrenzenden Größenklassen Rechnung getragen wurde.

HNF-Zellen wurden in längenbezogenen Größenklassen gezählt. Die Biomasse einer Gruppe wurde anhand der längenbezogenen Mittelwerte berechnet (vgl. Tab. 7, Abschn. 2.7.4). Für die Erstellung von Biomasse-Größenspektren wurde die Biomasse einer Gruppe zwischen Ober- und Untergrenze der Zählklasse verteilt, so daß je ein Drittel ober- und unterhalb der Größenklasse mittlerer Biomasse lag (vgl. Tab. 9). Es wurde weiterhin angenommen, daß sich der Biomasseanteil pro Größenklasse mit der Entfernung vom Mittelwert von Schritt zu Schritt halbiert.

Ähnlich wie bei den HNF wurden auch die Cladoceren in längenbezogenen Zählklassen erfaßt. Anhand der längenbezogenen Mittelwerte der Zählklassen wurden die zugehörigen Größenklassen berechnet. Anders als bei den HNF erstreckten sich die Zählklassen der Cladoceren nur über jeweils eine Größenklasse, so daß von einer Spreizung abgesehen wurde.

### 2.8.3 Ciliaten, Rotatorien und Copepoden

Für alle Copepoden- und Ciliatenarten sowie für die meisten Rotatorienarten wurden ausführliche Größenvermessungen durchgeführt. Daher konnten für Ciliaten und Copepoden die Größenverteilungen jedes Probennehmertermins einzeln erfaßt werden. Die Größenverteilungen der Rotatorienarten wurden für die Vegetationsperiode als konstant angenommen. Die Ergebnisse dieser Messungen sind in den Abschnitten 3.3.5 bis 3.3.7 dargestellt.

Die Größenverteilung der Ciliaten und Copepoden wurde für jede Probenserie einzeln berechnet. Hierfür wurden die in den Proben der verschiedenen Tiefenstufen durchgeführten Größenvermessungen der Ciliaten (probenserienweise) gepoolt. Die Größenvermessungen der Copepoden stammten aus einem vertikalen Netzzug über die gesamte Wassersäule. Aus den Größenvermessungen wurden die Individualgewichte berechnet (vgl. Abschn. 2.7.5 und 2.7.7) und den einzelnen Größenklassen zugeordnet. Der Mittelwert des Individualgewichts aller auf eine Größenklasse entfallenden Organismen, der nicht mit dem theoretischen Klassenmittelpunkt zusammenfallen muß, wurde später zur Biomasseberechnung verwendet. Von der prozentualen Häufigkeit einer Größenklasse unter den vermessenen Tieren wurde auf die Häufigkeit in der Gesamtprobe geschlossen. Die flächenbezogene Biomasse einer Größenklasse ergab sich dann als Produkt der Abundanz der Größenklasse (0–20 m und 0–100 m) und des mittleren Individualgewichts der Größenklasse.

Den Größenspektren der Rotatorien wurden die sich aus den Größenvermessungen ergebenden prozentua-

len Verteilungsspektren der einzelnen Arten zugrundegelegt. Waren keine oder nur sehr wenige Tiere vermessen worden, wurde die Biomasse zu gleichen Teilen über drei Größenklassen verteilt, wobei die mittlere Größenklasse aus eigenen Messungen (*Ascomorpha ecaudis*, *Asplanchna cf. priodonta*, Eier von *Keratella hiemalis* und *K. quadrata*) oder Literaturwerten (*Tricocerca spec.*, *Polyarthra major* und *Pompholyx sulcata* nach PAULI, 1989) entnommen wurde (vgl. Tab. 30 und Abschn. 3.6.1). Für *Keratella cochlearis forma tecta*, Adulte und Eier, wurde dieselbe Verteilung wie für *Keratella cochlearis* angenommen. Eier von *Notholca* wurden in gleicher Weise wie adulte Tiere der Art behandelt, ebenso wurde bei Eiern von *Synchaeta* und *Filinia* verfahren. (Nach den gängigen Berechnungsverfahren haben Rotatorieneier eine gleich große oder höhere Biomasse als adulte Tiere.)

### 2.9 Anteile freißbarer Partikel

Die Freißbarkeit von Partikeln wird für viele Organismen durch die Maximalabmaße der Partikel begrenzt. Daher wurde einmal das Phytoplankton und zum anderen die gesamte Planktongesellschaft anhand der Maximalabmaße der Zellen oder Organismen zu Freißbarkeitsklassen zusammengestellt: a) <2.5 µm; b) 2.5–5.0 µm; c) 5.0–10.0 µm; d) 10–20 µm; e) 20–30 µm f) 30–50 µm und g) >50 µm.

### 2.10 Produktionsabschätzungen

Eine erste Abschätzung der Produktivität erfolgte über die Berechnung der metabolischen Aktivität (vgl. Abschn. 2.8). Diese streng allometrische Methode kann nicht in gleichem Maße für alle Gruppen angewandt werden, und die metabolischen Aktivitäten von Gruppen mit unterschiedlichen Lebensansprüchen sind nur bedingt vergleichbar. Daher wurden weitere Produktionsabschätzungen durchgeführt.

Tab. 9: Größenspektren heterotropher Flagellaten: Die Größenklassen (GK's) zwischen Unter- und Obergrenzen der (längenbezogenen) Zählklassen wurden um die Mittelwerte dergestalt besetzt, daß  $\frac{1}{3}$  der Biomasse auf die Gk des Mittelwertes, je  $\frac{1}{6}$  auf die darunter und darüberliegende Gk usw. entfielen. Die Gruppen (d) und (e) wurden einfach gedrittelt, da sie nur drei GK's abdeckten. a) HNF <5 µm; b) Choanoflagellaten <5 µm auf Diatomeen; c) Spumella-Typ; d) Katablepharis-Typ; e) Mikroflagellaten.

GK log <sub>2</sub> (B)	Biomasse (B) (pg C Zelle <sup>-1</sup> )	Anteile der HNF-Gruppen an den GK's			
		(a) & (b)	(c)	(d)	(e)
-3	0.088–0.177	1/24	–	–	–
-2	0.177–0.354	1/24	–	–	–
-1	0.354–0.707	1/12	–	–	–
0	0.707–1.414	1/6	–	–	–
1	1.414–2.828	1/3	–	–	–
2	2.828–5.657	1/6	1/12	–	–
3	5.657–11.31	1/12	1/12	–	–
4	11.31–22.63	1/24	1/6	–	–
5	22.63–45.25	1/24	1/3	1/3	–
6	45.25–90.51	–	1/6	1/3	–
7	90.51–181.0	–	1/12	1/3	1/3
8	181.0–362.0	–	1/12	–	1/3
9	362.0–724.1	–	–	–	1/3



Tab. 10: Daten zur Produktivität des Phytoplanktons: Berechnung der P/B-Werte nach Daten von SIEBECK (1985). Mittelwerte der Tagesproduktion des Phytoplanktons (Produktion in  $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) und der Biomasse (mit C-Index 11 % in  $\text{mg C m}^{-2}$  umgerechnet, Winterwert aus SIEBECK, 1985, Abb. 80 geschätzt). Biomasse<sub>(II)</sub> sowie die sich ergebenden P/B<sub>(II)</sub> Verhältnisse ( $\text{d}^{-1}$ ) und Turnover-Zeiten (d) ohne APP-Korrektur. Der Biomasseanteil des APP wurde aus den Ergebnisse dieser Untersuchung zu 13 % des Gesamtphytoplanktons angenommen (Biomasse<sub>(III)</sub>) und in die Berechnung der P/B-Verhältnisse (P/B<sub>(III)</sub>) und Turnover-Zeiten (T<sub>(III)</sub>) einbezogen.

Zeitraum 1978–1980	Produktion mit APP ( $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ )	Biomasse ohne APP <sub>(II)</sub> ( $\text{mg C m}^{-2}$ )	P/B <sub>(II)</sub> ohne APP ( $\text{d}^{-1}$ )	T <sub>(II)</sub> ohne APP (d)	Biomasse <sub>(III)</sub> mit APP ( $\text{mg C m}^{-2}$ )	P/B <sub>(III)</sub> mit APP ( $\text{d}^{-1}$ )	T <sub>(III)</sub> mit APP (d)
Frühjahrsmittel	276	1197	0.231	4.3	1353	0.204	4.9
Sommermittel	283	747	0.379	2.6	844	0.335	3.0
Herbstmittel	186	452	0.411	2.4	511	0.364	2.7
Wintermittel	129	ca. 600	0.215	4.7	678	0.190	5.3
Jahresmittel	211	751	0.281	3.6	849	0.253	3.9

Die Produktion wird hier für die meisten Gruppen über P/B-Verhältnisse geschätzt (Bakterien, Algen, HNF, herbivore und carnivore Crustaceen), z.T. aber auch über temperaturabhängige, allometrische Funktionen (Ciliaten und Rotatorien).

Zur Abschätzung der Jahresproduktion aus den – die Vegetationsperiode umfassenden – Daten dieser Untersuchung (258 Tage) wird, soweit nicht anders angegeben, die winterliche Biomasse der jeweiligen Gruppe als Mittelwert der Anfang April und der Mitte Dezember vorliegenden Biomasse geschätzt.

Zu berücksichtigen ist, daß es sich bei diesen Produktionsabschätzungen um stark abgeleitete Daten handelt. Bei der Berechnung der Biomasse wurden für einige Gruppen bereits eine ganze Reihe Annahmen getroffen, die nun die Grundlage für diese, auf weiteren Annahmen beruhenden Berechnungen der Produktion bilden. Es kann hier infolgedessen nicht um die genaue Höhe einzelner Werte, sondern nur um die Größenordnung der Produktion gehen. Schon bei der Berechnung der Proportion einzelner Gruppen zueinander gehen die für die P/B-Verhältnisse getroffenen Annahmen in starkem Maße ein. Werden diese Produktionsabschätzungen als Richtwerte verstanden, dann bilden sie die besten z.Z. für den Königssee verfügbaren Daten.

#### 2.10.1 Phytoplankton und APP

Die mittleren P/B-Verhältnisse der kalendarischen Jahreszeiten wurden der Arbeit von SIEBECK (1985) entnommen. Die mittlere Winterbiomasse (vgl. Tab. 10) wird hierbei aus Abbildung 80 (SIEBECK, 1985) geschätzt. Die sich ergebenden Rundungsfehler (Jahreszeiten- und Jahresmittelwerte) fallen hierbei nicht weiter ins Gewicht. Einzellige APP-Zellen (im Königssee 1992 *Synechococcus spec.*) wurden in der 1978–1980 durchgeführten Untersuchung von SIEBECK (1985) nicht bearbeitet. Der Anteil des APP an der autotrophen Produktion ist jedoch, z.B. im Bodensee mit 5–65 % (WEISSE & SCHWEIZER, 1991) bzw. 1–10 % und bis zu 15 % im Spätsommer (WEISSE, 1988), nicht zu vernachlässigen. Bei der Berechnung der P/B-Verhältnisse des Phytoplanktons aus den Ergebnissen von SIEBECK (1985) wird daher angenommen, daß die Produktion des APP in den Produkti-

onswerten enthalten ist, nicht aber die APP-Biomasse in der Biomassesumme. Diese wird nach den Daten dieser Untersuchung zu 13 % des Gesamtphytoplanktons angesetzt. Es werden keine saisonalen Unterschiede berücksichtigt. Die so korrigierten P/B-Verhältnisse des Phytoplanktons liegen geringfügig ( $0.02\text{--}0.05 \text{d}^{-1}$ ) unter den ursprünglichen Werten (vgl. Tab. 10).

Im Bodensee beträgt der Anteil des APP am Gesamtphytoplanktons im Durchschnitt des Jahres 1987 nach GELLER et al. (1991) 10 % der (kohlenstoffbezogenen) Biomasse bzw. von März bis August 0.3–3.5 % des Biovolumens nach WEISSE (1988). Das P/B-Verhältnis des APP im Bodensee liegt zwischen März und August mit (brutto)  $0.83 \text{d}^{-1}$  (WEISSE, 1988) in derselben Größenordnung wie das P/B-Verhältnis des Gesamtphytoplanktons des Bodensees ( $0.80\text{--}0.88 \text{d}^{-1}$  zwischen beginnendem Frühjahr und Frühsommer, Netto-Werte nach GAEDKE & STRAILE, 1994 a, die Brutto-Werte liegen 5–15 % höher). Nach WEISSE (1993) werden im Bodensee vom APP Netto-P/B-Verhältnisse von  $0.38 \text{d}^{-1}$ , maximal von  $0.59 \text{d}^{-1}$  realisiert. Eine solche Übereinstimmung wird hier auch für den Königssee angenommen, die Produktion des APP wird nach den P/B-Verhältnissen des Gesamtphytoplankton berechnet. Dies stellt mit Sicherheit eine extrem konservative Schätzung bzw. eine Unterschätzung der APP-Produktion dar, ist aber auf der gegebenen Datenbasis der beste verfügbare Wert.

Die der Originalarbeit zugrundeliegende kalendarische Einteilung der Mittelwerte der P/B-Verhältnisse wird beibehalten, es wird keine Exsudations-Korrektur durchgeführt.

#### 2.10.2 Bakterien

Die Produktion von Bakterien im Bodensee wird von GAEDKE & STRAILE (1994 a) für Frühjahr und Sommer 1987 mit P/B-Verhältnissen von  $0.10\text{--}0.20 \text{d}^{-1}$  angegeben. GÜDE (1990 a) beschreibt für den Zeitraum von 1980–1987 im Bodensee bakterielle Biomassekonzentrationen von  $10\text{--}150 \mu\text{g C l}^{-1}$  und Produktionswerte von  $0.1\text{--}4.0 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}$ , daraus ergeben sich P/B-Verhältnisse in der Größenordnung von  $0.24\text{--}0.64 \text{d}^{-1}$ . GÜDE (1990 b) zeigt mit drei verschiedenen Methoden,



daß das P/B-Verhältnis der Bakterien im Bodensee in der warmen Jahreszeit (April-Oktober) unter  $0.10 \text{ d}^{-1}$  liegt. WEISSE (1988) gibt für März bis August 1987 einen mit  $0.83 \text{ d}^{-1}$  extrem hohen Wert an. Nach SIMON (1988) steigt das P/B-Verhältnis in der Tiefe von 3–20 m von  $0.18 \text{ d}^{-1}$  auf  $0.35 \text{ d}^{-1}$  in der warmen Jahreszeit, wobei ein Maximalwert von  $0.53 \text{ d}^{-1}$  während der Frühjahrsblüte erreicht wird, in dieser Zeit steigen auch die P/B-Verhältnisse der obersten 3 m, die ansonsten bei  $0.16\text{--}0.17 \text{ d}^{-1}$  liegen, auf  $0.34 \text{ d}^{-1}$  an. Im Bodensee tritt das Maximum der Bakterienproduktivität im Frühjahr und das Minimum im Sommer und Herbst auf (GÜDE, 1990 a; GAEDKE & STRAILE, 1994 a).

Für den Königssee wurden Werte von 0.20 in der warmen Jahreszeit (Phase III und IV) und 0.10 in der kalten Jahreszeit (Phase I, II und V) angenommen. Diese Annahmen stimmen mit der Veränderung der Bakterienabundanz in den obersten 20 m überein. Bei der Abschätzung der Jahresproduktion wurde auch für den Winter ein P/B-Verhältnis von 0.10 angenommen.

### 2.10.3 Heterotrophe Flagellaten

Das P/B-Verhältnis der HNF für die Vegetationsperiode 1987 wird von GELLER et al. (1991) mit  $0.30 \text{ d}^{-1}$  angegeben. Den – auf den ausführlichen Messungen von WEISSE (1991 a) basierenden – Angaben von GAEDKE & STRAILE (1994 a) zufolge, erreicht diese Gruppe im zeitigen Frühjahr und im Sommer P/B-Verhältnisse von  $0.58\text{--}0.63 \text{ d}^{-1}$ , während der Wert im späten Frühjahr auf  $0.33 \text{ d}^{-1}$  abfällt.

Für den nährstoffarmen kalten Königssee wird hier für das P/B-Verhältnis der HNF ein Wert an der Untergrenze der im Bodensee realisierten Produktivität von  $0.3 \text{ d}^{-1}$  (nach GELLER et al., 1991) in der kalten Jahreszeit (Phase I, II und V) und ein etwas höherer Wert in der warmen Jahreszeit (Phase III und IV) von  $0.54 \text{ d}^{-1}$  (Mittelwert Frühjahr und Sommer aus GAEDKE & STRAILE, 1994 a) angenommen.

### 2.10.4 Ciliaten

MONTAGNES et al. (1988) geben eine Formel für die Berechnung der maximalen (intrinsic) Wachstumsrate ( $r$ ) von Ciliaten aus deren mittlerem Volumen ( $V$ ) und der Temperatur ( $T$ ).

$$(9) \ln r [\text{d}^{-1}] = 0.1438 \times T [^{\circ}\text{C}] - 0.3285 \times \ln(V \times 10^{-3} [\mu\text{m}^3]) - 1.3815$$

Das Produkt aus Wachstumsrate ( $r$ ) und „standing stock“ ( $B$ ) ist die Tagesproduktion ( $P$ ):

$$(10) P [\text{mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}] = r [\text{d}^{-1}] \times B [\text{mg C m}^{-2}]$$

Die Produktion in den obersten 20 m wurde aus der Durchschnittstemperatur und der Biomassesumme dieser Wasserschicht berechnet. Die unterhalb von 20 m stattfindende Produktion wurde mit der Durchschnittstemperatur der obersten 30 m berechnet.

Die so berechnete Produktion ist eine Maximalabschätzung für optimale Futterbedingungen, die im Freiland bestenfalls kurzfristig realisiert werden kann (STRAILE,

1994; GAEDKE & STRAILE, 1994 a; MÜLLER & GELLER, 1993). Nach ausführlicher Konsistenzprüfung des Bodensee-Nahrungsnetzes reduziert STRAILE (1994) die Ciliatenproduktion, für alle Entwicklungsphasen, in denen diese Gruppe nahrungslimitiert ist (d.h. für den Bodensee außerhalb der Frühjahrsblüte), auf 20 % der mit Hilfe der Formel von MONTAGNES et al. (1988) berechneten Maximalabschätzung. Die Planktongesellschaft des Königssees weist, im Gegensatz zu der des Bodensees, das ganze Jahr über einen hohen, nahezu invarianten Anteil kleiner Organismen auf. Gleichwohl ist die Phytoplankton-Produktivität des Königssees – bei vergleichbarem „standing stock“ – wesentlich niedriger als im Bodensee. Eine Nahrungslimitierung der Ciliaten scheint damit äußerst wahrscheinlich. Hierfür spricht auch die geringe Dynamik der Biomasseentwicklung der Ciliaten. Diese reagieren zu keiner Zeit mit ausgeprägten Extremwerten auf Änderungen des Phytoplankton-Größenspektrums und sind offensichtlich nicht in der Lage, die Phytoplanktonentwicklung im Königssee zu dominieren. (Dies könnte natürlich auch Folge einer strengen „top-down“-Kontrolle der Ciliaten sein.) Als Schätzwert der maximalen Ciliatenproduktion wird ein Viertel des nach MONTAGNES et al. (1988) berechneten Wertes zugrundegelegt.

Zur Berechnung der Jahresproduktion wird für die Winterwerte eine Wassertemperatur von  $4^{\circ}\text{C}$  und eine dem Mittelwert des April- und Dezember-Wertes entsprechende Biomasse angenommen.

### 2.10.5 Rotatorien

Die maximale Wachstumsrate der Rotatorien wird nach der Formel von STEMBERGER & GILBERT (1985 a):

$$(11) r_{\text{max}} = 1.019 \times \text{TG}^{0.381}$$

berechnet ( $\text{TG} = \text{Trockengewicht in } \mu\text{g Ind.}^{-1}$ ). Diese für  $19^{\circ}\text{C}$  geltenden Werte werden unter Annahme eines  $Q_{10}$  von 2 auf die jeweilige Mischtemperatur der obersten 20 m umgerechnet. Die Maximalabschätzung der Rotatorien-Produktivität ergibt sich dann zu

$$(12) P_{\text{max}} [\text{mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}] = \sum (r_{\text{max}} [\text{d}^{-1}] \times W [\text{ng C Ind.}^{-1}] \times N [10^6 \text{ Ind. m}^{-2}])$$

Zur Berechnung der Jahresproduktion wird für die Winterwerte eine Wassertemperatur von  $4^{\circ}\text{C}$  und eine dem Mittelwert des April- und Dezember-Wertes entsprechende Biomasse angenommen.

### 2.10.6 Crustaceen

Die Produktivität der omnivoren, hier als potentiell carnivor geführten, Copepodit- und Adultstadien von **Cyclops abyssorum**, wird nach WÖLFL (1991) über ein P/B-Verhältnis von  $0.016 \text{ d}^{-1}$  berechnet. Diese Art entwickelt sich im Bodensee im Vergleich zu anderen Copepoden und auch **Cyclops**-Arten außerordentlich langsam. Auch im Königssee bildet **C. abyssorum** nur eine Generation pro Jahr.

Die von den herbivoren Crustaceen im Bodensee realisierten P/B-Verhältnisse reichen nach GELLER et al.

(1991) von  $0.02 \text{ d}^{-1}$  (*Bosmina sp.*) über  $0.06\text{--}0.07 \text{ d}^{-1}$  (*Daphnia hyalina* und *D. galeata*) bis  $0.08 \text{ d}^{-1}$  (*Eudiaptomus gracilis*). GAEDKE & STRAILE (1994 a) beschreiben für die warme Jahreszeit im Bodensee P/B-Verhältnisse der herbivoren Crustaceen von  $0.01\text{--}0.02 \text{ d}^{-1}$  im Frühjahr und  $0.04\text{--}0.08$  im Sommer. Für den Königssee (drei Cladoceren-Arten, eine calanoide Copepodenart und Nauplien beider Copepoden-Arten) wird ein P/B-Verhältnis von  $0.04 \text{ d}^{-1}$  in der warmen Zeit (Phase III und IV) und  $0.01 \text{ d}^{-1}$  in der restlichen Zeit (Phase I, II und V) angenommen.

## 2.11 Statistik

Die Aufarbeitung der Rohdaten erfolgte mit dem Softwarepaket SAS.

Alle Mittelwerte über die Zeit sind, soweit nicht anders angegeben, nach Zeit gewichtet. Für den ersten Probenahmetermin wurde ein typischer Wichtungsfaktor von sieben vorgegeben.

Mittelwerts-Vergleiche erfolgten mit dem T-Test, soweit eine Normalverteilung der Daten als Voraussetzung für die Anwendung des T-Tests nicht gegeben war, mit dem Wilcoxon-Test (LOZAN, 1992). Korrelationsanalysen wurden nach Pearson durchgeführt, wobei  $p \leq 0.05$  als signifikant,  $p \leq 0.01$  als hochsignifikant bezeichnet wird.

## 3 Ergebnisse

Am Beginn jeder Untersuchung eines Ökosystems, wie auch am Beginn der Ökologie als Wissenschaft, steht eine Bestandsaufnahme, deren Ergebnis ein Arteninventar und die Entwicklung von Abundanzen und Biomassen über die Zeit ist. Da bis heute vergleichsweise wenig über die planktische Biozönose des Königssees bekannt ist und einige Gruppen bis dato noch nie bearbeitet wurden, wird der Darstellung der Ergebnisse, dieser quasi buchhalterischen Phase der Untersuchung, ein breiterer Raum als sonst üblich eingeräumt. Im ersten Abschnitt werden die abiotischen Parameter dargestellt, die Abschnitte zwei bis sieben sind den einzelnen Organismengruppen gewidmet, die dann im achten Abschnitt zusammengestellt werden.

### 3.1 Abiotische Parameter

In diesem Abschnitt wird zunächst die Entwicklung von Temperatur und Leitfähigkeit im Königssee dargestellt. Anschließend werden die daraus berechneten Parameter (Stratifikation, Stabilität, Wärmeinhalt) behandelt und es wird auf einige Einzelheiten (inverse Schichtung,

Tab. 11: Temperatur: Zeitgewichteter (April-Dezember) Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung ( $^{\circ}\text{C}$ ), Variationskoeffizient (%), Minimum-Maximum ( $^{\circ}\text{C}$ ) und Wertebereich (Differenz von Minimum und Maximum in  $^{\circ}\text{C}$ ) der Temperaturen in den einzelnen Tiefenbereichen. Vertikale Temperaturgradienten: Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung und Maximalwert der auf Meter bezogenen Temperaturdifferenz zum nächsttieferen Meßpunkt ( $dT$  in  $^{\circ}\text{C m}^{-1}$ ; Maß der lokalen Schichtungsstabilität). Mischproben: Aus den Temperaturen der einzelnen später zu Mischproben (für die biologische und chemische Probennahme) vereinigten Tiefenstufen (0–8 m, 8–20 m und 20–30 m) wurde für jede Probenserie ein Temperaturmittelwerte der Mischproben berechnet. Hierin gingen die Temperaturmessungen aus den Schöpfproben doppelt, die aus den Punktmessungen (Oberfläche und 30 m Tiefe) einfach ein (vertikale Wichtung). Angegeben sind die zeitlich (April-Dezember) gewichteten Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung ( $^{\circ}\text{C}$ ), Variationskoeffizient (%), Minimum-Maximum ( $^{\circ}\text{C}$ ) und Wertebereich ( $^{\circ}\text{C}$ ).

Tiefe (m)	Probe (m)	Temperaturen der Tiefenbereiche				vertik. T-Gradient		Temperaturen der Mischproben
		Mw. $\pm$ Std. ( $^{\circ}\text{C}$ )	Vk. (%)	Min.–Max. ( $^{\circ}\text{C}$ )	range ( $^{\circ}\text{C}$ )	Mw.(dT) $\pm$ Std. ( $^{\circ}\text{C m}^{-1}$ )	$dT_{\text{max}}$ ( $^{\circ}\text{Cm}^{-1}$ )	
0	0	12.52 $\pm$ 5.06	40.4	4.5–21.4	16.9	0.19 $\pm$ 0.27	1.00	Mischprobe 0–8 m: Temperatur: 11.39 $\pm$ 4.22 $^{\circ}\text{C}$ Minimum-Maximum: 4.5–19.0 $^{\circ}\text{C}$ Wertebereich: 14.5 $^{\circ}\text{C}$
1	0– 2	12.32 $\pm$ 4.92	39.9	4.6–20.6	16.0	0.24 $\pm$ 0.31	1.25	
3	2– 4	11.84 $\pm$ 4.60	38.9	4.5–20.3	15.8	0.51 $\pm$ 0.53	1.95	
5	4– 6	10.82 $\pm$ 3.93	36.4	4.4–19.2	14.8	0.68 $\pm$ 0.66	2.40	
7	6– 8	9.45 $\pm$ 2.93	31.0	4.3–14.4	10.1	0.57 $\pm$ 0.48	1.75	Variationskoeff.: 37.1 % Mischprobe 8–20 m: Temperatur: 6.66 $\pm$ 1.15 $^{\circ}\text{C}$ Minimum-Maximum: 4.2–8.2 $^{\circ}\text{C}$ Wertebereich: 4.0 $^{\circ}\text{C}$ Variationskoeff.: 17.2 %
9	8–10	8.30 $\pm$ 2.14	25.8	4.3–11.6	7.3	0.52 $\pm$ 0.40	1.55	
11	10–12	7.26 $\pm$ 1.50	20.6	4.2– 9.5	5.3	0.29 $\pm$ 0.22	1.20	
13	12–14	6.68 $\pm$ 1.21	18.0	4.2– 8.5	4.3	0.18 $\pm$ 0.15	0.60	
15	14–16	6.31 $\pm$ 1.00	15.9	4.2– 8.0	3.8	0.23 $\pm$ 0.20	0.70	
17	16–18	5.85 $\pm$ 0.69	11.8	4.2– 6.8	2.6	0.13 $\pm$ 0.09	0.35	
19	18–20	5.58 $\pm$ 0.55	9.8	4.1– 6.3	2.2	0.11 $\pm$ 0.09	0.40	
21	20–22	5.36 $\pm$ 0.45	8.3	4.1– 6.1	2.0	0.11 $\pm$ 0.06	0.25	Mischprobe 20–30 m: Temperatur: 4.95 $\pm$ 0.27 $^{\circ}\text{C}$ Minimum-Maximum: 4.0–5.5 $^{\circ}\text{C}$ Wertebereich: 1.5 $^{\circ}\text{C}$ Variationskoeff. 5.4 %
23	22–24	5.13 $\pm$ 0.36	7.1	4.1– 5.8	1.7	0.09 $\pm$ 0.06	0.25	
25	24–26	4.96 $\pm$ 0.29	5.8	4.0– 5.5	1.5	0.06 $\pm$ 0.05	0.20	
27	26–28	4.83 $\pm$ 0.22	4.6	4.0– 5.3	1.3	0.04 $\pm$ 0.03	0.10	
29	28–30	4.75 $\pm$ 0.20	4.1	4.0– 5.3	1.3	0.09 $\pm$ 0.08	0.40	
30	30	4.66 $\pm$ 0.14	3.1	4.0– 4.9	0.9	.018 $\pm$ 0.01	0.04	
40	40	4.47 $\pm$ 0.11	2.5	4.0– 4.6	0.6	.004 $\pm$ .004	0.01	
50	50	4.44 $\pm$ 0.13	2.9	4.0– 4.6	0.6	.001 $\pm$ .002	0.004	
75	75	4.40 $\pm$ 0.11	2.5	4.0– 4.5	0.5	.0006 $\pm$ .0014	–.006	
100	100	4.42 $\pm$ 0.11	2.6	4.1– 4.6	0.5	– –	–	

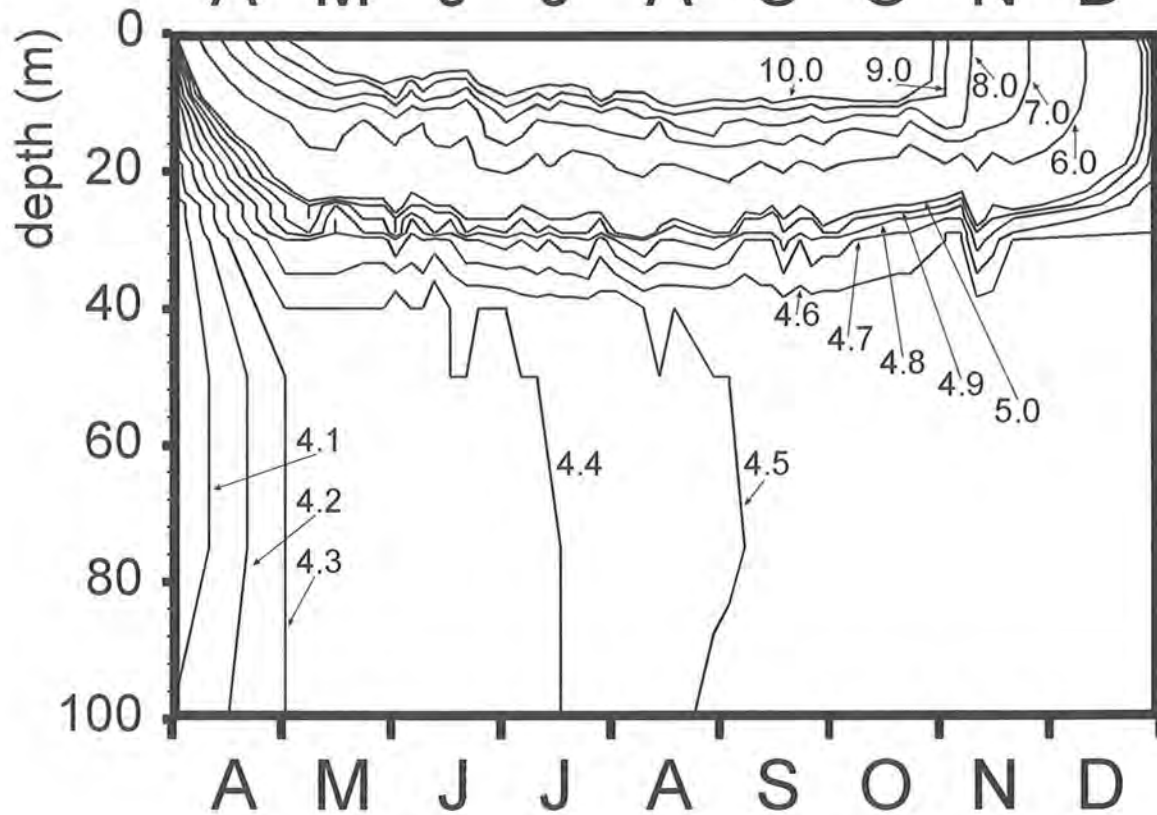
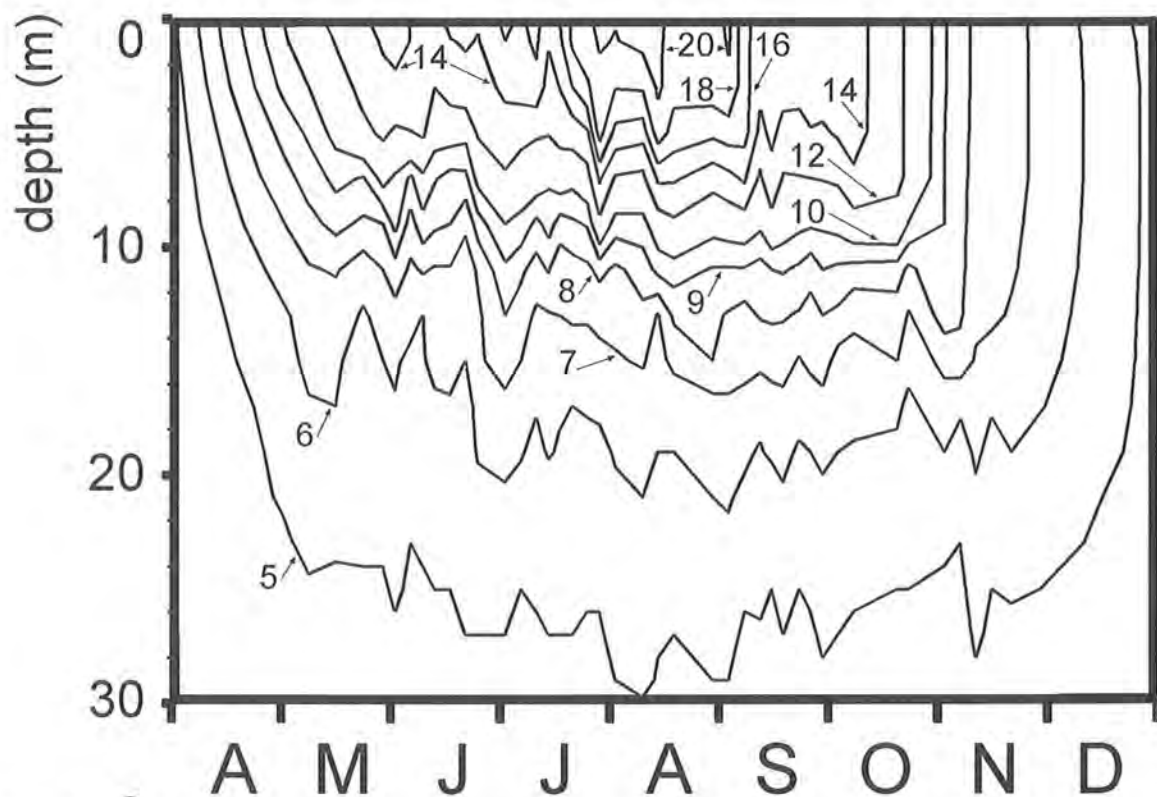
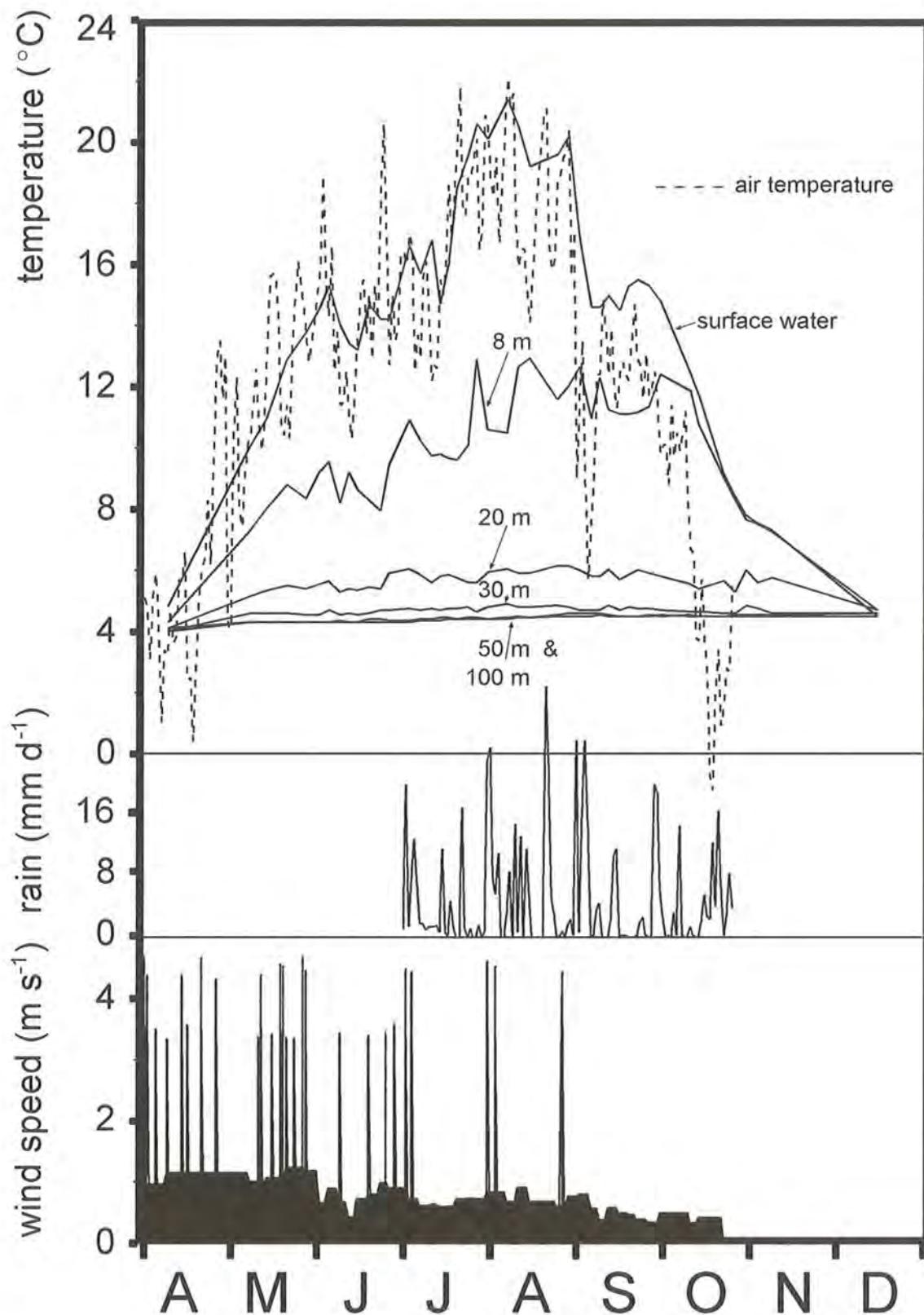


Abb. 3: Isoplethen-Diagramme der Temperatur (°C) der oberen 30 m (oben) bzw. der gesamten Wassersäule (unten).





**Abb. 4:** Temperaturbereiche der Misch- und Einzelproben (°C) und meteorologische Daten: Tagesmittelwerte der Lufttemperatur (°C); Tagessummen der Niederschläge (mm); Mittelwerte der Windgeschwindigkeit ( $\text{m s}^{-1}$ ) von einem Probennahmetermin zum nächsten und Spitzenwerte der Windgeschwindigkeit (Stundenmittelwerte  $>3.3 \text{ m s}^{-1}$ ). Die meteorologischen Daten wurden freundlicherweise von der Nationalparkverwaltung Berchtesgaden zur Verfügung gestellt, sie stammen von der Meßstation Forsthaus auf St. Bartholomä.

Abhängigkeit der abgeleiteten Parameter von den Meßmethoden) hingewiesen. In Abschnitt 3.1.7 werden die Konzentrationsänderungen einiger wichtiger Nährstoffe dargestellt, und zuletzt wird, als Übergang zu den biotischen Parametern (ab Abschn. 3.2), die Sichttiefe des Sees (Abschn. 3.1.8) behandelt.

### 3.1.1 Jahreszeitlicher Temperaturverlauf

In Abbildung 3 ist die Temperatur des Königssees in Isoplethen-Form dargestellt, Abbildung 4 gibt die Temperaturganglinien ausgewählter Tiefenstufen wieder (jeweils nach Messungen aus den Schöpfproben, vgl. Abschn. 2.3.2).

Eine dynamische Temperaturentwicklung mit Amplituden von 10°C bis 17°C war nur in den obersten 8 m des Königssees festzustellen. Bereits in 8–20 m Tiefe lagen die Temperaturamplituden deutlich unter 10°C und in 20–30 m Tiefe herrschten, bei Temperaturamplituden von 1–2°C und Variationskoeffizienten unter 10 %, bereits annähernd gleichbleibende Bedingungen. Unterhalb von 30 m Tiefe bewegten sich die Temperaturen zwischen 4.0°C und 4.6°C. (vgl. Tab. 11).

Ab Anfang April erwärmten sich die obersten zwei Meter der Wassersäule von knapp 5°C auf 10°C Anfang Mai und 15°C Anfang Juni. Im Juni und Juli bewegten sich die Wassertemperaturen zwischen 13°C und 17°C, bis dann ab Mitte Juli ein steiler Anstieg einsetzte und am 8. August eine jahresmaximale Temperatur von 21.4°C (20.6°C in 1 m Tiefe) erreicht wurde. Vom Beginn der dritten Julidekade bis Ende August lagen die oberflächennahen Wassertemperaturen bei 19°C bis knapp über 20°C. Im September nahmen die Temperaturen von knapp 17°C auf knapp 15°C und im Oktober von 13°C auf 8°C ab. Anfang November bewegten sich die Oberflächentemperaturen zwischen 7°C und 8°C, und Anfang Dezember lagen mit knapp 5°C wieder Temperaturen wie im April vor. Damit folgten die Wassertemperaturen mit einer nur geringen Zeitverzögerung den Lufttemperaturen, bis August lagen diese zumeist über, ab August unter der Wassertemperatur. Die jahresmaximale Lufttemperatur (Tagesmittelwerte) wurde mit 23.1°C gleichzeitig mit dem Maximum der Wassertemperatur am 7. August gemessen.

Die Temperatur der Zuflüsse blieb auch im Hochsommer niedrig: Anfang August wurden direkt unterhalb des Schrainbachfalls Temperaturen von 10.3°C und in dicht daneben gelegenen diffusen Zuflüssen 4.6°C gemessen.

Die durchschnittliche Temperatur in der Mischprobe 0–8 m lag mit 11.4°C gut doppelt so hoch wie in den Mischproben 8–20 m und 20–30 m (6.7°C und 5.0°C). Auch der Wertebereich der Durchschnittstemperatur lag in 0–8 m mit 14.5°C deutlich über dem Wertebereich in 8–20 m (7.5°C) und war um eine Größenordnung höher als in 20–30 m. Für den biologisch besonders relevanten Tiefenbereich von 0–20 m ergab sich eine durchschnittliche Temperatur von  $8.8 \pm 2.5^\circ\text{C}$  (Min.-Max.=4.4–12.8°C, VK=28.1 %, n=44). Im Zeitverlauf folgten die Durchschnittstemperaturen der Mischproben ebenfalls der Entwicklung der Lufttemperatur.

### 3.1.2 Elektrische Leitfähigkeit

Die (auf 20°C bezogene) elektrische Leitfähigkeit bewegte sich im Königssee zwischen minimal 125.1  $\mu\text{S cm}^{-1}$  und maximal 176.5  $\mu\text{S cm}^{-1}$ . Der Variationskoeffizient, als Maß für die Schwankung der Werte im Untersuchungszeitraum, betrug in den obersten 20 m der Wassersäule 3–8 % und in 29 m Tiefe bereits weniger als 1 %. Wie auch bei der Temperaturentwicklung waren die jahreszeitlichen Veränderungen in den obersten 20 m der Wassersäule am ausgeprägtesten. Abbildung 5 gibt die Entwicklung der elektrischen Leitfähigkeit als Isoplethendiagramm.

Die 170  $\mu\text{S cm}^{-1}$ -Isoplethe bewegte sich zwischen 20 m und 30 m, darunter erfolgte im Tiefenprofil eine Zunahme der Leitfähigkeit um 3–6  $\mu\text{S cm}^{-1}$ . Die im Durchschnitt geringsten Leitfähigkeitswerte lagen mit  $143.3 \pm 11.3 \mu\text{S cm}^{-1}$  und  $143.2 \pm 10.1 \mu\text{S cm}^{-1}$  in 7 m bzw. 9 m Tiefe vor. Zur Oberfläche hin stiegen die Werte von hier aus bis auf  $146.7 \pm 11.7 \mu\text{S cm}^{-1}$  in 1 m Tiefe an, nur direkt an der Oberfläche war die elektrische Leitfähigkeit mit  $146.5 \pm 11.7$  geringfügig niedriger.

In den obersten 20 m nahm die Leitfähigkeit bis zur Jahresmitte kontinuierlich ab, erreichte zwischen Mitte Juni und Mitte Juli in 5 m bis 9 m Minimalwerte unter 130  $\mu\text{S cm}^{-1}$  und nahm in der zweiten Jahreshälfte wieder zu.

### 3.1.3 Vertikaler Temperaturverlauf und Stratifikation

Die vertikale Temperaturverteilung im Königssee war durch eine schnelle Abnahme der Temperatur in den obersten 10 m geprägt. Die steilsten Gradienten traten zwischen 2 m und 10 m Tiefe auf, hier lag die Temperaturabnahme von einem Meßpunkt zum nächsten im Jahresmittel zwischen  $0.5^\circ\text{C m}^{-1}$  und  $0.7^\circ\text{C m}^{-1}$ , bei Maximalwerten von bis zu  $2.4^\circ\text{C m}^{-1}$  im Juli und August.

In Abbildung 6 sind diese Werte zur Kennzeichnung des Metalimnions herangezogen, worunter im Sinne von BIRGE (1897) der Bereich mit Temperaturgradienten größer  $1^\circ\text{C m}^{-1}$  verstanden wird, den BIRGE als Thermokline bezeichnete. Eine solche Stratifikation des Sees in Epi-, Meta- und Hypolimnion bestand durchgängig von der dritten Julidekade bis in die erste Septemberwoche; mit Unterbrechungen bzw. unter Berücksichtigung der Auflösungsschärfe (vgl. Abschn. 3.1.6) bestand eine thermische Schichtung von Ende Mai bis Mitte Oktober.

Erstmals traten Temperaturgradienten größer  $1^\circ\text{C m}^{-1}$  Ende Mai in 6 m Tiefe auf. Im Juni und Juli bildeten sich immer wieder Bereiche mit Temperaturdifferenzen größer  $1^\circ\text{C m}^{-1}$ , zunächst in 6–8 m, später in 4–6 m Tiefe. Vom 20. Juli bis zum 2. September erstreckte sich das Metalimnion, bei einer Tiefenlage zumeist unterhalb von 2 m bis 4 m, über eine Mächtigkeit von bis zu 6 m. Ab Anfang August erfolgte die herbstliche Tiefenverlagerung des Metalimnions, so daß zuletzt Mitte Oktober in 10 m Tiefe ein Temperaturgradient größer  $1^\circ\text{C m}^{-1}$  gemessen wurde.

Auch während des Bestehens eines Metalimnions war das Epilimnion nur sehr kurze Zeit (nach starken Windereignissen) wirklich homotherm, zumeist lagen auch



in diesem Stratum geringe Temperaturgradienten vor. Hierbei konnten sich verschiedene Meßstationen auf dem See durchaus voneinander unterscheiden. So war am 14. August das Epilimnion bei der Station Schrainbach homotherm, wohingegen die Stationen Eiswinkel und Echowand Temperaturgradienten von  $1^{\circ}\text{C}$  bis  $2^{\circ}\text{C}$  über das Epilimnion aufwiesen (Vgl. Abb. 8).

Die Isoplethen-Darstellungen in Abbildung 7 zeigen die Entwicklung der Stratifikation anhand der  $r_{tr}$ -Werte und der BV-Frequenzen. Beide Parameter berücksichtigen im Gegensatz zur einfachen Temperaturdifferenz (Abb. 6) auch die temperatur- und konzentrationsabhängigen Änderungen der Wasserdichte. Sie wiesen untereinander einen sehr ähnlichen Verlauf auf. Auch die Unterschiede zur anhand der Temperaturdifferenzen bestimmten Schichtung waren gering. Unterschiede ergaben sich vor allem bezüglich der Untergrenze des Metalimnions, da Temperatursprünge bei geringeren Temperaturen kleinere Dichteänderungen als bei höheren Temperaturen bewirken. Da es sich um Differenzmessungen handelt, ist (vgl. Abschn. 3.1.6) zu beachten, daß die absolute Höhe der Werte weniger aussagekräftig ist als deren relative Lage.

Alle drei Parameter (Temperaturdifferenz,  $r_{tr}$  und BV-Frequenzen) zeigten eine von Ende Mai bis in den späten Juli zunehmende lokale Stabilität. Hohe Werte traten von der zweiten Julidekade bis Anfang September auf, von da an nahm die lokale Stabilität bei gleichzeitiger Tiefenverlagerung des Metalimnions ab.

Ausgeprägte jahreszeitliche Änderungen der Stratifikation fanden ausschließlich in den obersten 20 m der Wassersäule statt (BV-Freq.  $>0.5 \text{ N min}^{-1}$ ,  $r_{tr} >2$ ,  $dT >0.2^{\circ}\text{C m}^{-1}$ ). Im Tiefenprofil erreichten die Jahresdurchschnittswerte der  $r_{tr}$  und der BV-Frequenzen, ebenso wie auch die Temperaturdifferenzwerte, ein Maximum zwischen 5 m und 7 m Tiefe.

Maximale lokale Stabilität trat am 11. August zwischen 5 m ( $19.2^{\circ}\text{C}$ ;  $133.4 \mu\text{S cm}^{-1}$ ) und 7 m ( $14.4^{\circ}\text{C}$ ;  $132.7 \mu\text{S cm}^{-1}$ ) Tiefe auf, hier wurde ein  $r_{tr}$ -Wert von 103.5, eine BV-Frequenz von  $3.8 \text{ N min}^{-1}$  und ein Temperaturgradient von  $2.4^{\circ}\text{C m}^{-1}$  erreicht.

Die Berücksichtigung des konzentrationsabhängigen Anteils der Dichte führte hier, infolge der in 7 m geringfügig niedrigeren Leitfähigkeit, sogar zu einer leichten Reduktion der lokalen Stabilität: Die temperaturabhängige Dichtedifferenz zwischen 5 m und 7 m lag bei  $823.65 \text{ g m}^{-3}$ , wohingegen sich unter Berücksichtigung des konzentrationsabhängigen Anteils eine Dichtedifferenz von  $823.19 \text{ g m}^{-3}$  ergab. Dies zeigt noch einmal, wie gering im Königssee der konzentrationsabhängige Dichteanteil im Vergleich zum temperaturabhängigen Anteil ist.

#### 3.1.4 Wärmeinhalt, sommerlicher Wärmegewinn, Stabilität, Windarbeit und Gesamtarbeit

Der Wärmeinhalt (H) des Königssees (berechnet aus den Temperaturmessungen in den Schöpfproben) stieg von minimal  $29 \text{ MJ m}^{-2}$  Anfang April auf maximal  $740 \text{ MJ m}^{-2}$  am 11. August und fiel dann bis Mitte Dezem-

ber wieder auf  $186 \text{ MJ m}^{-2}$  ab. Damit betrug der sommerliche Wärmegewinn ( $H_{bs}$ )  $711 \text{ MJ m}^{-2}$ .

Der aus den SIS-Sondenmessungen vom 14. August für drei Meßstationen berechnete Wärmeinhalt ergab, trotz stark unterschiedlicher Tiefe, vergleichbare Werte für die Stationen Schrainbach ( $z=103 \text{ m}$ ;  $H=565 \text{ MJ m}^{-2}$ ) und Echowand ( $z=z_{\text{max}}=190 \text{ m}$ ;  $H=553 \text{ MJ m}^{-2}$ ), und nur die Station Eiswinkel ( $z=123 \text{ m}$ ;  $H=521 \text{ MJ m}^{-2}$ ) wies einen geringfügig niedrigeren Wert auf. Aus diesen Daten kann ein sommerlicher Wärmegewinn der gesamten Wassersäule von etwa  $550 \text{ MJ m}^{-2}$  geschätzt werden.

Unter der Annahme, daß die Temperaturänderungen unterhalb von 50 m Tiefe zu vernachlässigen sind, ergaben sich folgende Werte (berechnet aus den Temperaturmessungen in den Schöpfproben): Anstieg des Wärmeinhalts von  $25 \text{ MJ m}^{-2}$  im April auf  $675 \text{ MJ m}^{-2}$  im August und damit ein sommerlicher Wärmegewinn von  $650 \text{ MJ m}^{-2}$ . Die SIS-Sondenwerte ergaben für drei Meßstationen Wärmeinhalte der obersten 50 m von  $H=516 \text{ MJ m}^{-2}$  (am Schrainbach),  $H=472 \text{ MJ m}^{-2}$  (im Eiswinkel) und  $492 \text{ MJ m}^{-2}$  (an der Echowand). Der Wärmegewinn der obersten 50 m kann somit zu etwa  $500 \text{ MJ m}^{-2}$  abgeschätzt werden.

Die Änderungen des Wärmeinhaltes (berechnet aus den Temperaturmessungen in den Schöpfproben) verliefen parallel zur Temperaturentwicklung in den oberen 20 m, die bei der geringen Einarbeitung von Wärme in tiefere Wasserschichten das Wärmebudget dominierten.

Im April war die nach Schichtvolumen gewichtete Gesamtstabilität des Wasserkörpers (S) bei Temperaturen von  $4.0$  bis  $4.8^{\circ}\text{C}$  ( $4.5^{\circ}\text{C}$  in 3 m,  $4.2^{\circ}\text{C}$  in 10 m) minimal ( $S=0.010 \text{ KJ m}^{-2}$ ), gleiches gilt für Wind- und Gesamtarbeit ( $B=0.002 \text{ KJ m}^{-2}$ ;  $G=0.012 \text{ KJ m}^{-2}$ ).

Von April bis Mitte Juli stieg die Stabilität (S) auf Werte bis knapp  $6 \text{ KJ m}^{-2}$  an, wobei Abkühlungsphasen Anfang Juni und Anfang Juli zu einem zeitweiligen Rückgang der Stabilität führten. So fiel die Temperatur in 1 m Tiefe, die am 5. Juni bereits  $14.8^{\circ}\text{C}$  erreicht hatte, bis zum 15. Juni noch einmal auf  $12.2^{\circ}\text{C}$  ab, gleichzeitig nahm die Stabilität von  $2.7 \text{ KJ m}^{-2}$  auf  $1.9 \text{ KJ m}^{-2}$  ab (Windarbeit von  $0.25 \text{ KJ m}^{-2}$  auf  $0.20 \text{ KJ m}^{-2}$ ). Vom 3. bis zum 14. Juli nahm die Wassertemperatur in 1 m Tiefe von  $16.0^{\circ}\text{C}$  auf  $14.2^{\circ}\text{C}$  und die Stabilität von  $3.6 \text{ KJ m}^{-2}$  auf  $2.7 \text{ KJ m}^{-2}$  ab (Windarbeit von  $0.38 \text{ KJ m}^{-2}$  auf  $0.30 \text{ KJ m}^{-2}$ ).

Ab Mitte Juli nahm die Stabilität des Sees während einer Schönwetterphase (vom 14. auf den 27. Juli stiegen die Tagesmittelwerte der Lufttemperatur von  $16.5^{\circ}\text{C}$  auf  $21.1^{\circ}\text{C}$  und die Wassertemperaturen in 1 m Tiefe von  $14.2^{\circ}\text{C}$  auf  $20.2^{\circ}\text{C}$  bei weitgehender Windstille) schnell zu, und am 27. Juli wurde ein erster Extremwert von  $S=6.5 \text{ KJ m}^{-2}$  ( $B=0.55 \text{ KJ m}^{-2}$ ) erreicht. Zum selben Termin erstreckte sich das Metalimnion ( $dT >1^{\circ}\text{C m}^{-1}$ ) erstmals bis in 10 m Tiefe, und bei einem Temperaturgradienten von  $1.55^{\circ}\text{C m}^{-1}$  (zwischen 8–10 m und 10–12 m) war dies für 1992 die maximale Tiefenlage.

Maximale Stabilität erreichte der Königssee mit  $6.8 \text{ KJ m}^{-2}$  am 11. August. Gleichzeitig wurde eine maximale Windarbeit von  $0.59 \text{ KJ m}^{-2}$  und somit eine Gesamtarbeit von  $7.4 \text{ KJ m}^{-2}$  ermittelt. Diesem Termin war das



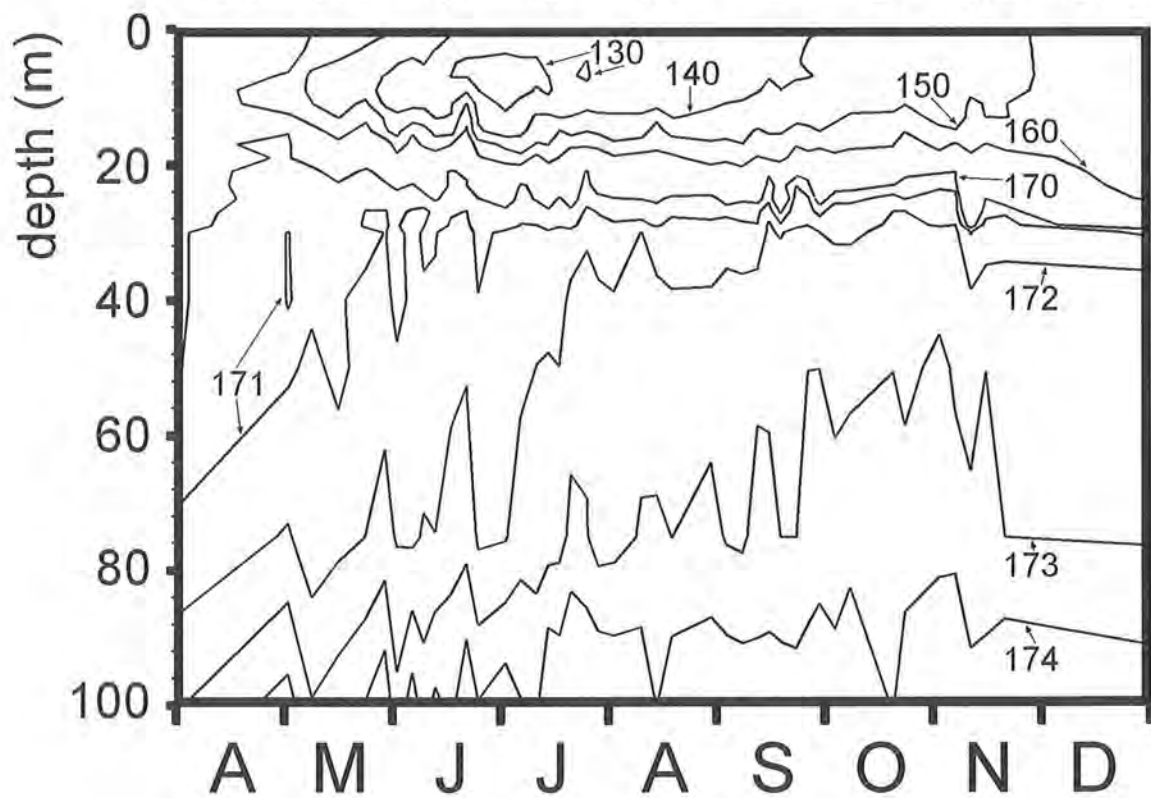
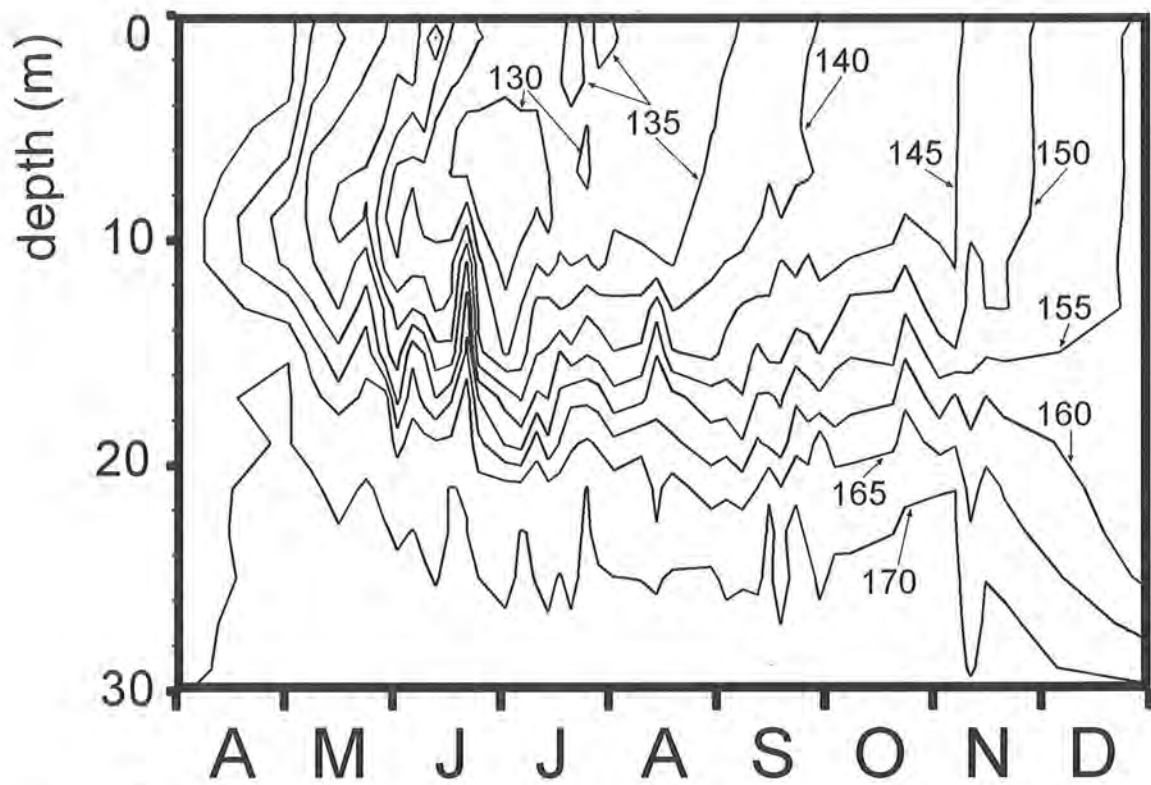
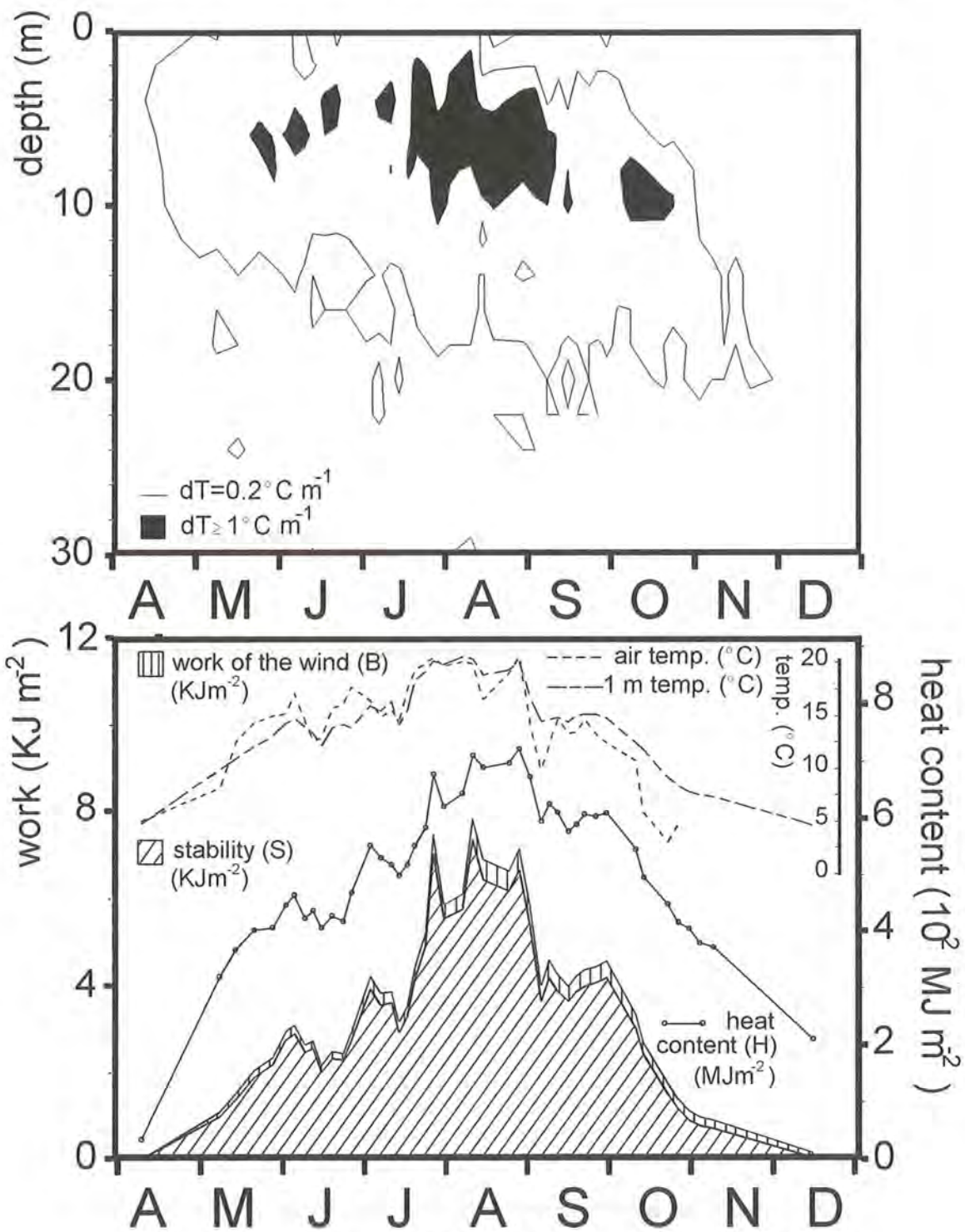


Abb. 5: Isoplethen-Diagramme der elektrischen Leitfähigkeit (cond.<sub>20°C</sub> in  $\mu\text{S cm}^{-1}$ ) der oberen 30 m (oben) bzw. der gesamten Wassersäule (unten).



**Abb. 6:** Stratifikation und Stabilität: IsoPLEthen-Diagramm der vertikalen Temperaturgradienten ( $^\circ\text{C m}^{-1}$  als Maß der lokalen Stabilität), der Bereich  $dT > 1.0^\circ\text{C m}^{-1}$  entspricht dem Metalimnion (oben); nach Schichtvolumen gewichtete Stabilität des gesamten Wasserkörpers (S in  $\text{KJ m}^{-2}$ ), Windarbeit (B in  $\text{KJ m}^{-2}$ ), Wärmeinhalt (H in  $\text{MJ m}^{-2}$ ) zum Vergleich: Lufttemperatur (Mittelwerte von einem Probennahmetermin zum nächsten in  $^\circ\text{C}$ ) und Wassertemperatur in 1 m Tiefe (unten).

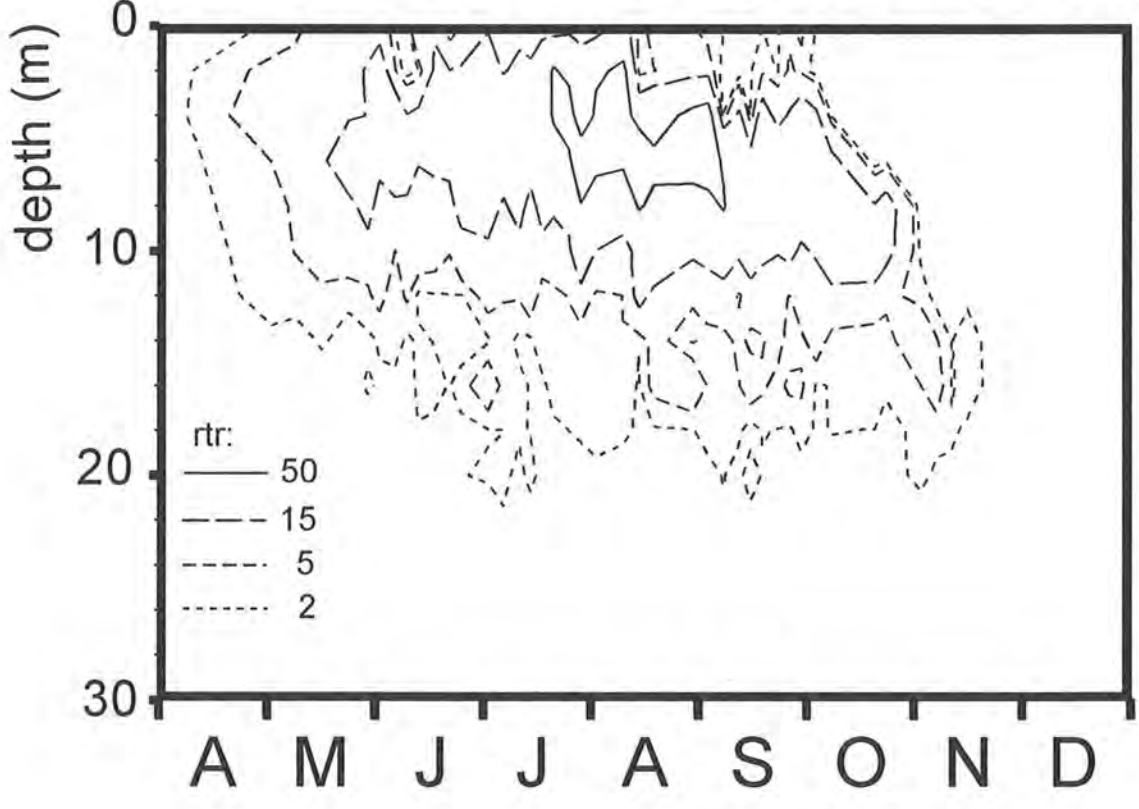
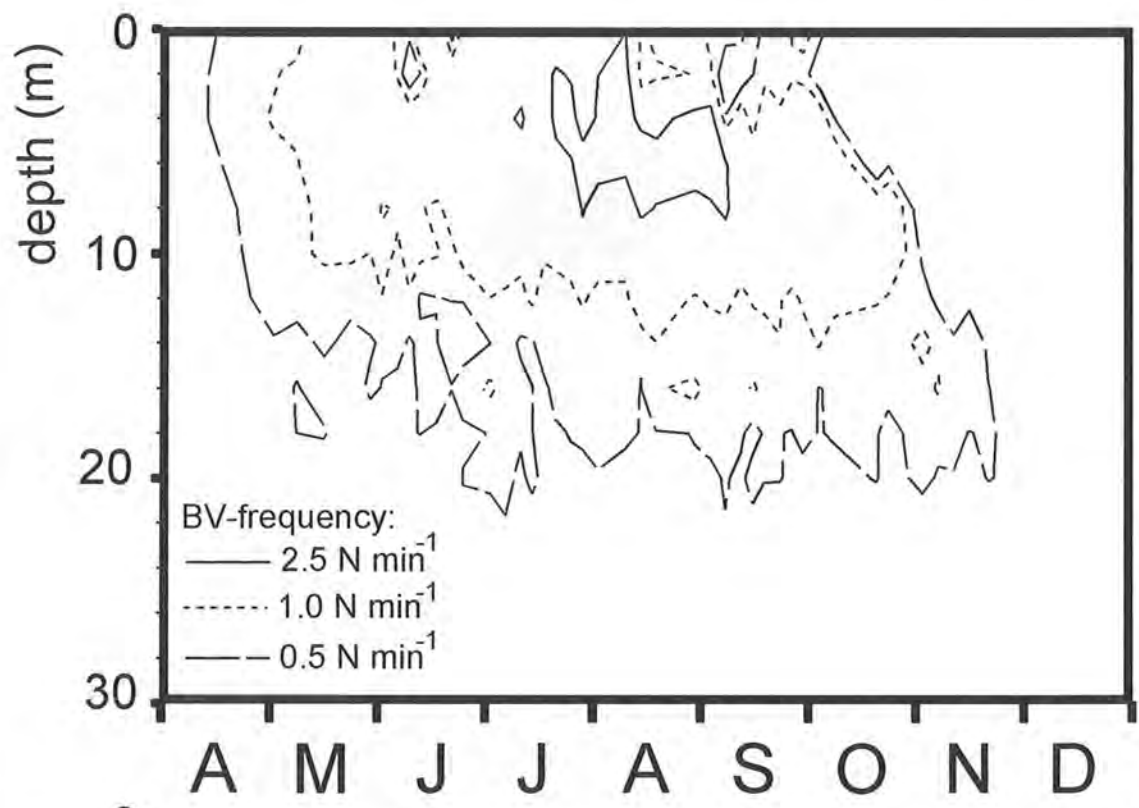


Abb. 7: Isoplethen-Diagramme der lokale Stabilität der Stratifikation: Brunt-Väisälä-Frequenzen (BV-Freq. in N min<sup>-1</sup>; oben), „relative thermal resistance“ (rtr; unten).



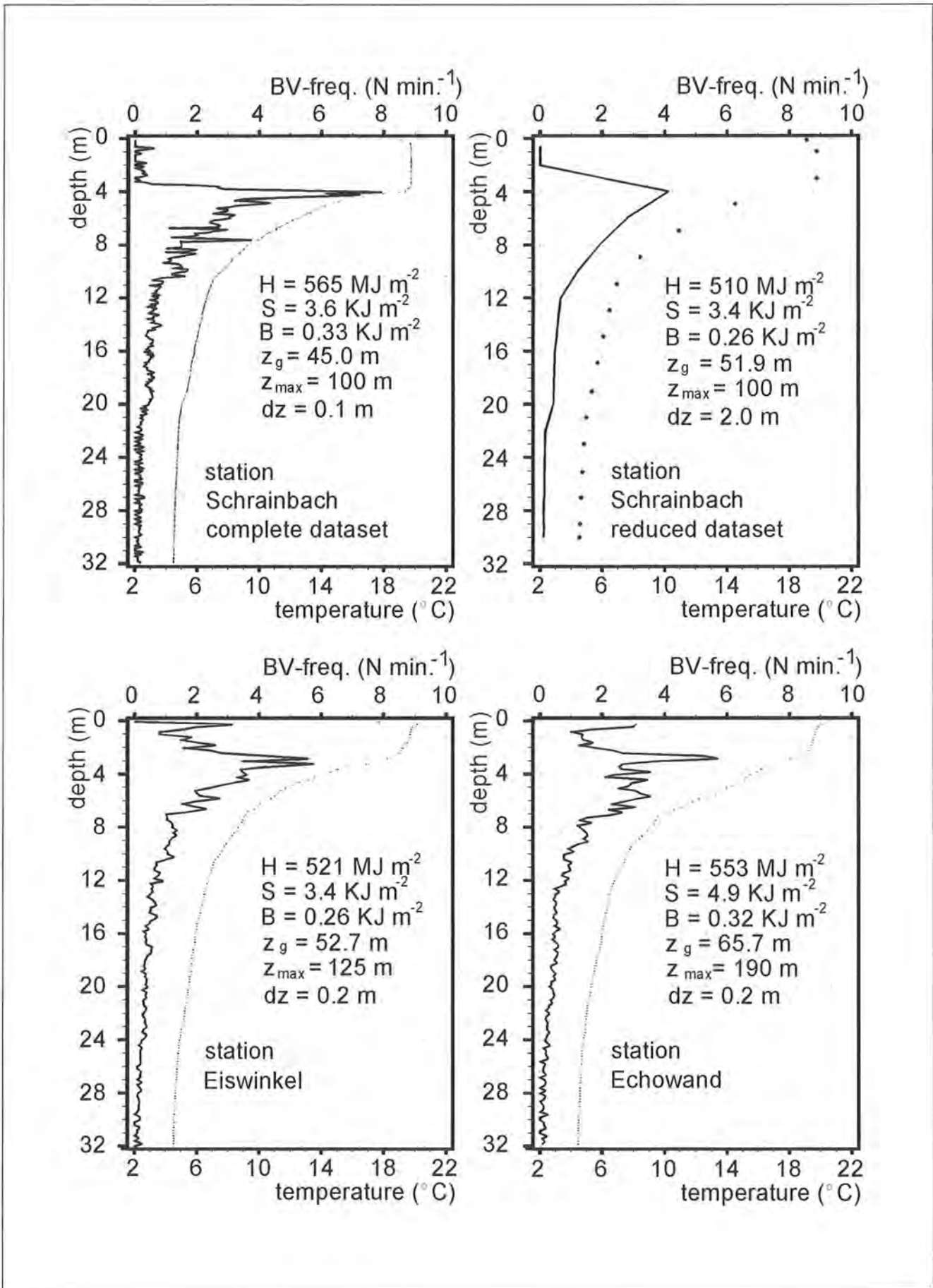


Abb. 8: Hochsommerliche Schichtungssituation am Vormittag des 14.8.1992: Routineprobenahmestelle Schrainbach (oben links voller, oben rechts reduzierter Datensatz, vgl. Abschn. 3.1.6); Meßstationen Eiswinkel und Echowand (untere Reihe). Die lokale Stabilität der Stratifikation ist durch Brunt-Väisälä-Frequenzen ( $N \cdot min^{-1}$ ) und das Temperaturprofil ( $^{\circ}C$ ) dargestellt. H=Wärmeinhalt ( $MJ \cdot m^{-2}$ ); S=Stabilität ( $KJ \cdot m^{-2}$ ); B=Windarbeit ( $KJ \cdot m^{-2}$ ); G=S+B=Gesamtarbeit ( $KJ \cdot m^{-2}$ );  $z_g$ =Schwerpunkttiefe (m);  $z_{max}$ =Maximaltiefe (m); dz= vertikaler Meßabstand.

Jahrestemperaturmaximum von 21.4°C an der Oberfläche am 7. August vorausgegangen, und der 11. August war der einzige Tag des Jahres, an dem sich das Wasser noch in 3 m Tiefe auf über 20°C (20.3°C) erwärmte.

Nachdem die Stabilität in der zweiten Augusthälfte leicht rückläufig war (5.7–6.0 KJ m<sup>-2</sup>), wurde am 29. August noch einmal ein Stabilitätswert von 6.2 KJ m<sup>-2</sup> (G=6.8 KJ m<sup>-2</sup>) gemessen, wobei auch die Windarbeit noch einmal einen hohen Wert (B=0.58 KJ m<sup>-2</sup>) erreichte. Anfang September erfolgte eine schnelle Abnahme der Stabilität auf 3.4 KJ m<sup>-2</sup> (am 6. September, B=0.41 KJ m<sup>-2</sup>). Hauptverantwortlich für diesen Rückgang der Stabilität war die in dieser Zeit erfolgende Abkühlung der oberflächennahen Wasserschichten (um 5.0–5.6°C in 0–3 m Tiefe, 3.5°C in 5 m und noch 1.8°C in 7 m Tiefe vom 29. August auf den 6. September). Die Thermokline (dT<sub>max</sub>) wurde im Verlauf dieser Abkühlungsphase zwar stark erodiert (von dT<sub>max</sub>=1.8°C m<sup>-1</sup> am 29. August auf dT<sub>max</sub>=1.0°C m<sup>-1</sup> am 6. September), änderte ihre Tiefenlage in 6 m jedoch nicht. Bei kurzzeitig wieder ansteigenden Luft- und nahezu konstanten Wassertemperaturen blieb die Stabilität im weiteren September im Bereich 3.4–3.9 KJ m<sup>-2</sup>.

Ein Temperatursturz Mitte Oktober – die Tagesmittelwerte der Lufttemperatur fielen vom 9. auf den 19. Oktober von 12.2°C auf –0.2°C – bewirkte eine Verringerung der Stabilität von 3.9 KJ m<sup>-2</sup> am 30. September über 2.8 KJ m<sup>-2</sup> am 11. Oktober und 2.2 am 14. Oktober auf Werte geringer als 1.5 KJ m<sup>-2</sup> ab Monatsmitte und unter 1.0 KJ m<sup>-2</sup> im November. Die Abnahme der oberflächennahen Wassertemperatur vom 30. September auf den 31. Oktober von 14.8°C auf 7.8°C betraf zunehmend größere Wassertiefen. Die Tiefenverlagerung der Thermokline war nicht ausreichend, um die zunehmende Erosion derselben und die abnehmenden Wassertemperaturen zu kompensieren.

Mitte Dezember war mit einer Gesamtarbeit von 0.12 KJ m<sup>-2</sup> wieder die Ausgangssituation vom April erreicht, auch die Stabilität hatte ihren zweitniedrigsten Wert (S=0.040 KJ m<sup>-2</sup>) erreicht. Die Windarbeit allerdings lag mit 0.089 KJ m<sup>-2</sup> nun erstmals höher als die Stabilität und war den Werten Mitte Mai vergleichbar.

Der Anteil der Windarbeit an der Gesamtarbeit war mit durchschnittlich knapp 20 % gering. Von Mitte Mai bis Mitte Oktober machte die Windarbeit nur etwa ein Zehntel der Gesamtarbeit aus (7.4–12.2 %). Von Mitte Oktober bis in den November betrug der Anteil der Windarbeit, wie bereits von April bis Mitte Mai,

15–25 %, und im Dezember wurde ein maximaler Anteil von knapp 70 % erreicht.

### 3.1.5 Inverse Temperaturschichtung

Die Dichte von Süßwasser wird in erster Linie durch die Temperatur bestimmt, hängt aber auch vom Gehalt an gelösten Substanzen und suspendierten Partikeln sowie vom Druck ab. Der konzentrationsabhängige Anteil der Dichte kann besonders da bedeutsam werden, wo er die Ausbildung einer inversen Temperaturschichtung ermöglicht.

Die Durchschnittstemperatur in 100 m Tiefe lag um 0,02°C über der Temperatur in 75 m. Eine inverse Temperaturschichtung ergab sich für den Zeitraum von Mitte August bis Mitte September, in dieser Zeit war das Wasser in 100 m Tiefe 0,1°C wärmer als in 75 m.

Da nur zwei Meßpunkte der Routineprobennahme (75 m und 100 m) im für inverse Schichtung interessanten Tiefenbereich lagen, sind in Tabelle 2 die eine inverse Temperaturschichtung betreffenden Ergebnisse der CTD-Sondenmessung vom 14. August wiedergegeben (vgl. Abschn. 3.1.6). Der mit der Tiefe ansteigende Salzgehalt unterhalb von etwa 60–70 m Tiefe bewirkt eine Dichteerhöhung, die die Dichtereduktion durch die ansteigende Temperatur überstieg. Wäre die Leitfähigkeit am tiefstgelegenen Meßpunkt (z<sub>u</sub>) dieselbe wie in der Tiefe minimaler Temperatur (z<sub>o</sub>) gewesen, wäre das Tiefenwasser am Schrainbach um 0.348 g m<sup>-3</sup>, im Eiswinkel um 1.222 g m<sup>-3</sup> und an der Echowand sogar um 2.101 g m<sup>-3</sup> leichter als in der jeweiligen Tiefe minimaler Temperatur gewesen. Dieses Phänomen ist an der Meßstation Echowand wegen der großen Tiefe besonders prägnant. An der Routineprobestelle gegenüber dem Schrainbachfall war die Temperaturinversion bei einer maximalen Tiefe von 103 m weniger ausgeprägt. Kurzfristige, nicht stabile, inverse Schichtungen infolge nächtlicher Abkühlung waren morgens in den obersten Zentimetern des Sees zu beobachten. Am 14. August stieg z.B. an der Station Schrainbach die Temperatur von 19.1°C in 0.1 m Tiefe auf maximal 19.7°C in 1.8 m (vgl. Abschn. 3.1.6). Am 16. Dezember betrug die Oberflächentemperatur 4.5°C, in 1 m Tiefe wurden 4.6°C und in 3–21 m 4.7°C gemessen.

### 3.1.6 CTD-Sonden-Profile – Problematik vertikaler Meßabstände

In Abbildung 8 sind Temperatur- und BV-Frequenzprofile vom 14. August dargestellt. An der Station Schrain-

Tab. 12: Inverse Schichtung: Temperatur (°C) und Leitfähigkeit (µS cm<sup>-1</sup>) des tiefstgelegenen (z<sub>u</sub>) Meßpunktes, Tiefe (z<sub>o</sub>) der minimalen Temperatur (°C) des Tiefenprofils und zugehörige Leitfähigkeit (µS cm<sup>-1</sup>), Temperaturdifferenz (dT=[T(z<sub>u</sub>)-T(z<sub>o</sub>)] in°C) und Dichtedifferenz (dδ=[δ(z<sub>u</sub>)-δ(z<sub>o</sub>)] in g m<sup>-3</sup>) zwischen z<sub>o</sub> und z<sub>u</sub>.

Stationen 14.08.1992	z <sub>u</sub> (m)	T(z <sub>u</sub> ) (°C)	LF(z <sub>u</sub> ) (µS cm <sup>-1</sup> )	z <sub>o</sub> (m)	T(z <sub>o</sub> ) (°C)	LF(z <sub>o</sub> ) (µS cm <sup>-1</sup> )	dT(z <sub>u</sub> -z <sub>o</sub> ) (°C)	dδ(z <sub>u</sub> -z <sub>o</sub> ) (g m <sup>-3</sup> )
Schrainbach	100	4.416	177,7	61	4.360	175.3	0.056	1.187
Eiswinkel	125	4.422	190.0	71	4.165	175.6	0.255	7.994
Echowand	183	4.530	192.2	68	4.142	175.6	0.388	8.522

Tab. 13: Konzentration an gelöstem reaktivem Phosphor (SRP) als  $\text{PO}_4\text{-P}$  ( $\mu\text{g PO}_4\text{-P l}^{-1}$ ).

Tiefe \ Datum	9.4.	8.5.	21.5.	20.7.	9.11.	16.12.
0– 8 m	0	0	2	0	1	3
8–20 m	0	0	2	0	1	0
20–30 m	0	0	3	0	1	0
40 m	0	0	–	1	1	0
50 m	0	0	2	0	1	0.5
100 m	0	0	3	0	1	1

bach konnten vertikale Meßabstände von 10 cm, an den Stationen Eiswinkel und Echowand von 20 cm verwirklicht werden.

Um die Abhängigkeit von Differenzmessungen vom vertikalen Abstand der Meßpunkte darzustellen, wurde für die Station Schrainbach aus dem „vollen Datensatz“ von 1000 Messungen die der Routineprobennahme entsprechenden 20 Werte herauskopiert und als „reduzierter Datensatz“ ebenfalls zur Berechnung der BV-Frequenzen verwendet. Während bei einem Meßabstand von 10 cm eine maximale BV-Frequenz von  $7.9 \text{ N min}^{-1}$  in 4.1 m Tiefe klar hervortrat, ergab sich bei einem Meßabstand von 2 m eine maximale BV-Frequenz von  $4.1 \text{ N min}^{-1}$ , die zudem über den Tiefenbereich von 2 m bis 6 m verwischt war.

Die Temperatur fiel zwischen 4.03 m und 4.14 m von  $18.995^\circ\text{C}$  auf  $17.969^\circ\text{C}$ , also um  $9.327^\circ\text{C m}^{-1}$ . Zwischen 3.02 m und 5.05 m änderte sich die Temperatur von  $19.742^\circ\text{C}$  auf  $14.187^\circ\text{C}$  um  $5.393^\circ\text{C m}^{-1}$ . Sowohl die absolute Höhe als auch die Auflösung der Tiefenlage der Werte ist direkt vom vertikalen Abstand der Meßpunkte abhängig. Bei der Verwendung absoluter Werte von Differenzparametern, wie Temperaturdifferenz pro Meter,  $r_{tr}$  oder BV-Frequenz, ist also die Angabe der vertikalen Meßabstände unabdingbar für die Vergleichbarkeit der Daten.

In der Nacht vom 13. und am Vormittag des 14. August herrschten Winde aus Süd und Südost mit Geschwindigkeiten unter  $0.7 \text{ m sec}^{-1}$  vor. Zwischen 8 h und 9 h kurz vor der Probennahme am Schrainbach wehte allerdings ein leiser Zug von  $0.4\text{--}0.6 \text{ m sec}^{-1}$  aus West. Die Längsachse des Königssee-Hauptbeckens (Stationen Eiswinkel und Echowand) ist in Nord-Nordost-Richtung, die des Südbeckens (Station Schrainbach) in Nord-Nordwest-Richtung orientiert und nur für entsprechende Winde empfänglich. Die Lufttemperatur betrug  $16.1^\circ\text{C}$  (Tagesmittelwert).

An der Station Schrainbach war ein durch homotherme Temperaturverteilung und geringe lokale Stabilität klar abgegrenztes Epilimnion zwischen Oberfläche und 4.1 m Tiefe ausgebildet. An den Stationen Eiswinkel und Echowand lag die Sprungschicht ( $dT_{\text{max}}$  bzw.  $BV\text{-Frequ}_{\text{max}}$ ) gut einen Meter höher. An der Echowand wurde in 2.9 m Tiefe eine BV-Frequenz von  $5.7 \text{ N min}^{-1}$  ( $dT=5.0^\circ\text{C m}^{-1}$ ) und am Eiswinkel  $5.6 \text{ N min}^{-1}$  ( $dT=4.8^\circ\text{C m}^{-1}$ ) gemessen. Allerdings folgte an der Station Eiswinkel in 3.3 m Tiefe ein zweiter etwas größerer Sprung von  $5.7 \text{ N min}^{-1}$  ( $dT=5.6^\circ\text{C m}^{-1}$ ); die BV-Frequenz in 3.1 m lag bei nur  $3.5 \text{ N min}^{-1}$  und an der Sta-

tion Echowand lag in 2.7 m bereits ein Sprung von  $5.2 \text{ N min}^{-1}$  ( $dT=4.1^\circ\text{C m}^{-1}$ ) vor. Im Vergleich der drei Meßpunkte hatte die Echowand also das Epilimnion geringster Tiefenausdehnung. Zudem war das Epilimnion an diesen beiden Meßstationen weniger klar zu erkennen: zwischen Oberfläche und Sprungschicht lag eine Temperaturdifferenz von  $0.9^\circ\text{C}$  (Echowand) bzw.  $1.4^\circ\text{C}$  (Eiswinkel) mit entsprechend erhöhten lokalen Stabilitäten. Von der inversen Schichtung an der Oberfläche abgesehen betrug der Temperaturgradient innerhalb des Epilimnions am Schrainbach dagegen nur  $0.3^\circ\text{C}$  (von  $T_{\text{max}}$  in 1.8 m Tiefe aus gerechnet).

### 3.1.7 Nährstoffe

Reaktiver gelöster Phosphor (SRP) wurde nur in geringen Konzentrationen an der Nachweisgrenze gefunden (vgl. Tab. 13). Am 21. Mai lagen die Ergebnisse mit Werten von  $2\text{--}3 \mu\text{g PO}_4\text{-P l}^{-1}$  in der gesamten Wassersäule über der Nachweisgrenze.

Im April lagen die Nitratstickstoff-Konzentrationen bei  $560 \mu\text{g NO}_3\text{-N l}^{-1}$  (vgl. Tab. 14). Abgesehen von einem leichten Rückgang unterhalb von 50 m, der das ganze Jahr über erhalten blieb, waren keine vertikalen Unterschiede der Nitratstickstoff-Konzentration festzustellen. Anfang Mai erfolgte eine Zunahme auf  $600\text{--}620 \mu\text{g NO}_3\text{-N l}^{-1}$  in den obersten 20 m. Ende Mai setzte eine Nitratstickstoff-Verarmung der obersten 20 m ein, die Ende Juli zu einem Minimum der Nitratstickstoff-Werte von knapp  $370 \mu\text{g NO}_3\text{-N l}^{-1}$  in 0–8 m und  $440 \mu\text{g NO}_3\text{-N l}^{-1}$  in 8–20 m führt. Von Juli auf November stiegen die Werte in den obersten 20 m wieder an und näherten sich so den Werten in 20–30 m Tiefe, die sich zwischen April und November um  $560 \mu\text{g NO}_3\text{-N l}^{-1}$  bewegten. Der Trend zur Angleichung der Konzentrationen der oberen 20 m und der 20–30-m-Schicht blieb bis zum Dezember erhalten, als die obersten 30 m mit  $480\text{--}500 \mu\text{g NO}_3\text{-N l}^{-1}$  nur noch geringe Konzentrationsunterschiede aufwiesen ( $480\text{--}500 \mu\text{g NO}_3\text{-N l}^{-1}$ ). In 40 m und 50 m Tiefe blieben die Nitratstickstoffkonzentrationen das ganze Jahr unverändert (Variationskoeffizient  $0.6\%$  bzw.  $0.8\%$ ). Ähnlich wie beim Nitrat war beim Silicium im Laufe der Vegetationsperiode eine zunehmende Nährstoff-Verarmung der euphotischen Zone zu beobachten (vgl. Tab. 15). Diese setzte allerdings zeitlich früher ein. Bereits Anfang April lag die Konzentration in den obersten 20 m mit  $495 \mu\text{g l}^{-1}$  niedriger als in 20–30 m ( $520 \mu\text{g l}^{-1}$ ) und darunter (etwa  $550 \mu\text{g l}^{-1}$  in 40 m und 50 m Tiefe). In 100 m Tiefe lag die Silicium-Konzentration mit  $680\text{--}800$



Tab. 14: Nitratstickstoff-Konzentration als gelöstes  $\text{NO}_3\text{-N}$  ( $\mu\text{g NO}_3\text{-N l}^{-1}$ ): In diesen Konzentrationen ist, bedingt durch die Analysemethode (vgl. Abschn. 2.3.3), auch das Nitrit enthalten.

Tiefe \ Datum	9.4.	8.5.	21.5.	20.7.	9.11.	16.12
0– 8 m	562	618	580	368	418	488
8–20 m	552	600	572	440	464	482
20–30 m	562	563	775	550	550	506
40 m	559	560	–	569	565	569
50 m	560	562	567	570	562	573
100 m	534	537	545	549	554	564

Tab. 15: Siliciumkonzentration als gelöstes Si ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ).

Tiefe \ Datum	9.4.	8.5.	21.5.	20.7.	9.11.	16.12.
0–8 m	495	301	212	120	61	209
8–20 m	494	368	282	224	140	207
20–30 m	520	515	474	449	457	290
40 m	545	522	–	588	607	631
50 m	554	556	557	611	647	643
100 m	797	790	683	787	806	782

Tab. 16: Sichttiefe ( $Z_s$  in m) und euphotische Tiefe ( $Z_{eu}$  in m) des Königssees (nach TILZER, 1988).

Datum	$Z_s$ (m)	$Z_{eu}$ (m)	Datum	$Z_s$ (m)	$Z_{eu}$ (m)
9.4.92	16.50	23.3	7.8.92	4.80	11.5
8.5.92	7.70	15.1	11.8.92	6.95	14.2
14.5.92	6.00	13.1	15.8.92	7.30	14.6
21.5.92	6.15	13.3	25.8.92	9.50	17.0
28.5.92	7.40	14.7	29.8.92	11.10	18.6
2.6.92	7.60	15.0	2.9.92	7.30	14.6
5.6.92	8.40	15.8	6.9.92	2.10	7.2
9.6.92	8.90	16.4	9.9.92	7.95	15.4
12.6.92	8.50	16.0	12.9.92	9.20	16.7
15.6.92	7.40	14.7	16.9.92	4.95	11.7
19.6.92	7.10	14.4	19.9.92	8.75	16.2
23.6.92	8.30	15.7	22.9.92	9.70	17.2
26.6.92	7.90	15.3	26.9.92	11.10	18.6
3.7.92	6.25	13.4	30.9.92	5.50	12.4
7.7.92	6.40	13.6	11.10.92	11.60	19.0
11.7.92	4.90	11.7	14.10.92	11.60	19.0
14.7.92	5.10	11.9	23.10.92	11.50	19.0
17.7.92	6.30	13.4	27.10.92	11.90	19.3
20.7.92	7.80	15.2	31.10.92	10.40	17.9
24.7.92	8.40	15.8	4.11.92	10.50	18.0
27.7.92	8.50	16.0	9.11.92	9.90	17.4
31.7.92	8.90	16.4	16.12.92	10.10	17.6

$\mu\text{g l}^{-1}$  ganzjährig deutlich ( $>120 \mu\text{g l}^{-1}$ ) höher als in 50 m. Von April bis Anfang November waren die Silicium-Konzentrationen in den obersten 20 m rückläufig, in 0–8 m wurde hier ein Minimum von  $61 \mu\text{g l}^{-1}$  und in 8–20 m von  $140 \mu\text{g l}^{-1}$  erreicht. Im Gegensatz zum Nitrat erfolgte beim Silicium auch in 20–30 m eine Konzentrationsabnahme, die jedoch deutlich schwächer war und zeitlich früher endete als in den obersten 20 m. Von April bis Juli nahm die Silicium-Konzentration in 20–30 m Tiefe von anfänglich  $520 \mu\text{g l}^{-1}$  auf  $449 \mu\text{g l}^{-1}$  im Juli ab, stieg im November geringfügig an, und im Dezember näherte

sich die Konzentration in 20–30 m mit  $290 \mu\text{g l}^{-1}$  den Werten in den obersten 20 m (knapp  $210 \mu\text{g l}^{-1}$ ).

### 3.1.8 Sichttiefe und euphotische Zone

Die Sichttiefe ( $z_s$ ) betrug im Mittel  $8.6 \text{ m}$  ( $\pm 2.5 \text{ m}$ , Variationskoeffizient 28.6 %,  $n=44$ ) und bewegte sich zwischen maximal  $16.5 \text{ m}$  und minimal  $2.1 \text{ m}$  (Der zeitliche Verlauf der Sichttiefe ist im Zusammenhang mit der Phytoplankton-Biomasse in den Abb. 9 und 10 dargestellt). Minimalwerte waren jedoch nicht ausschließlich

das Ergebnis biologischer Vorgänge, sondern wurden auch durch externe Ereignisse, z.B. den Eintrag von Gesteinsabrieb und allochthonem Material bei starken Niederschlägen („Gletschermilch“, milchig-blaugrüne Wasserfarbe), verursacht. Diese waren jedoch recht selten, eine Eliminierung der Sichttiefen-Werte von weniger als 5 m bringt einen Mittelwert von 8.8 m ( $\pm 2.2$  m, Vk 24.8 %, n=40).

Während Anfang April noch ein Maximalwert der Sichttiefe von 16.5 m gemessen wurde, lagen bereits im Mai Werte von nurmehr 6–8 m vor. Im Juni und Juli bewegte sich die Sichttiefe zwischen knapp 5 m und 9 m. Ab Ende August wurden dann wieder Werte über 11 m gemessen, im September lagen ausgesprochene Fluktuationen der Secchi-Tiefe vor, und von Oktober bis Untersuchungsende lag die Sichttiefe zwischen 10 m und 12 m.

Die aus der Sichttiefe abgeschätzte euphotische Tiefe ( $z_{eu}$ ) lag im Mittel bei 15.9 m ( $\pm 2.7$ , Vk 16.7 %, n=44), sie bewegte sich zwischen 7.2 m und 23.3 m. Werden die Änderungen der Lichtverhältnisse durch eingeschwemmtes Material als kurzzeitige Störung betrachtet und die entsprechenden Daten aus dem Mittelwert herausgenommen, so erhöht sich der Mittelwert der euphotische Tiefe auf 16.2 m ( $\pm 2.2$ , Vk 13.9 %, Minimum 11.9 m, n=40)

### 3.2 Phytoplankton (incl. APP)

In diesem Abschnitt werden zuerst die Entwicklung der Gesamtbioasse des Phytoplanktons und des autotrophen Picoplanktons (APP) und dann einzelner systematischer Gruppen dargestellt. Bei der Behandlung der systematischen Gruppen wird auf Tiefenpräferenzen einzelner Arten eingegangen, die in der kumulierten Darstellungs-

form (0–20 m und 0–100 m) nicht mehr erscheint. Abschließend wird das Phytoplankton anhand von Maximalabmaßen nach seiner Freßbarkeit gruppiert.

#### 3.2.1 Gesamtbioasse Phytoplankton

Die durchschnittliche Phytoplanktonkonzentration in den obersten 20 m bewegte sich zwischen minimal 32.6  $\mu\text{g C l}^{-1}$  (am 15. August) und maximal 106  $\mu\text{g C l}^{-1}$  (am 23. Juni). Im Herbst wurde ein Nebenmaximum von 77  $\mu\text{g C l}^{-1}$  (31. Oktober und 75  $\mu\text{g C l}^{-1}$  am 14. Oktober) ausgebildet. Der Mittelwert betrug  $66 \pm 18 \mu\text{g C l}^{-1}$  (n=32). Dies entspricht einer flächenbezogenen Biomasse von durchschnittlich  $1.3 \text{ g C m}^{-2}$  in der 0–20-m-Schicht (resp.  $2.3 \text{ g C m}^{-2}$  in 0–100 m).

Die Phytoplankton-Biomasse nahm vom Beginn der Vegetationsperiode an zu und erreichte ihr Maximum gegen Ende Juni ( $2.1 \text{ g C m}^{-2}$  in 0–20 m, resp.  $3.5 \text{ g C m}^{-2}$  in 0–100 m). Mitte August durchlief die Phytoplankton-Biomasse ein relatives Minimum ( $0.7 \text{ g C m}^{-2}$  in 0–20 m und  $1.1 \text{ g C m}^{-2}$  in 0–100 m, das absolute Minimum ist außerhalb des Untersuchungszeitraums, im Winter, zu vermuten) und in der zweiten Oktoberhälfte wurde ein Nebenmaximum von  $1.5 \text{ g C m}^{-2}$  in der euphotischen Zone bzw.  $2.5 \text{ g C m}^{-2}$  in der gesamten Wassersäule (0–100 m) gemessen.

Diese Biomasse verteilte sich auf 67 Arten aus 9 Klassen (vgl. Tab. 17 und 18). Den größten Biomasseanteil am Phytoplankton von durchschnittlich über 50 % in den obersten 20 m hatten die Bacillariophyceae. Der Anteil dieser Gruppe fiel nur an wenigen Untersuchungsterminen im Juli und der ersten Augusthälfte unter 50 % des Gesamtphytoplanktons (minimal 40.7 %). An zweiter Stelle folgten Cyanobakterien (incl. APP) mit knapp 20 %,

Tab. 17: Flächenbezogene Phytoplankton-Biomasse 0–100 m und 0–20 m Tiefe: Gewichteter Mittelwert der Zeitreihe von April bis Dezember (n=32); Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung ( $\text{mg C m}^{-2}$ ); Variationskoeffizient (%); Minimum-Maximum ( $\text{mg C m}^{-2}$ ) und Monat der minimalen bzw. maximalen Biomasse. Prozentualer Anteil der Klasse am Gesamtphytoplankton, Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung (%) sowie maximaler und minimaler Anteil.

Klasse	mittlere Phytoplankton-Biomasse über die Zeitreihe					Biomasseanteile	
	Tiefe (m)	Mw. $\pm$ Std. ( $\text{mg C m}^{-2}$ )	Vk (%)	Min.–Max. ( $\text{mg C m}^{-2}$ )	Min.–Max. Monat	Mw. $\pm$ Std. (%)	Min.–Max. (%)
Bacillariophyceae	100	1300.8 $\pm$ 412.1	31.7	488.3–2214.2	Aug.–Jun.	57.6 $\pm$ 7.4	40.7–70.0
	20	684.5 $\pm$ 214.5	31.3	230.3–1162.2	Aug.–Jun.	51.8 $\pm$ 9.2	31.8–66.1
Cyanophyceae	100	349.6 $\pm$ 149.6	42.8	100.9–601.6	Sep.–Aug.	15.6 $\pm$ 5.2	5.6–27.0
	20	221.9 $\pm$ 82.3	37.1	64.5–426.1	Sep.–Jun.	17.1 $\pm$ 5.5	5.7–28.1
Chrysophyceae	100	238.5 $\pm$ 265.5	111.3	22.1–1056.8	Aug.–Jul.	8.8 $\pm$ 8.2	1.1–31.6
	20	155.7 $\pm$ 176.0	113.0	14.9–714.5	Aug.–Jul.	10.1 $\pm$ 9.6	1.2–36.5
Dinophyceae	100	188.1 $\pm$ 43.9	23.3	120.0–311.5	Nov.–Jul.	9.1 $\pm$ 3.6	3.7–20.7
	20	143.1 $\pm$ 42.3	29.6	85.7–259.5	Nov.–Jul.	11.8 $\pm$ 5.3	4.8–28.2
Cryptophyceae	100	125.4 $\pm$ 65.3	52.1	40.0–267.6	Apr.–Sep.	6.4 $\pm$ 4.0	1.4–14.9
	20	80.8 $\pm$ 43.4	53.8	23.3–172.7	Apr.–Sep.	6.9 $\pm$ 4.4	1.6–16.3
Chlorophyceae	100	18.8 $\pm$ 5.4	28.6	8.9–26.3	Aug.–Jun.	0.9 $\pm$ 0.3	0.5–1.5
	20	12.7 $\pm$ 4.5	35.8	5.3–22.5	Aug.–Sep.	1.0 $\pm$ 0.4	0.5–2.0
Prasinophyceae	100	16.1 $\pm$ 12.1	75.3	3.8–39.6	Jun.–Dez.	0.9 $\pm$ 0.7	0.1–2.4
	20	7.3 $\pm$ 7.9	108.5	0.3–23.8	Mai–Dez.	0.7 $\pm$ 0.7	0.02–2.3
Zygnematophyceae	100	14.7 $\pm$ 8.5	57.6	0.3–60.1	Sep.–Jun.	0.7 $\pm$ 0.4	0.01–2.2
	20	7.2 $\pm$ 4.0	55.5	0.3–28.8	Sep.–Jun.	0.6 $\pm$ 0.3	0.02–1.9
Haptophyceae	100	0.015 $\pm$ 0.015	101.9	0.002–0.047	Okt.–Mai	0.006 $\pm$ 0.006	0.0001–0.016
	20	0.009 $\pm$ 0.008	92.6	0.001–0.026	Sep.–Mai	0.006 $\pm$ 0.005	0.0001–0.019
Summe	100	2251.9 $\pm$ 674.5	30.0	1124.8–3546.5	Aug.–Jun.		
	20	1313.1 $\pm$ 353.3	26.9	652.6–2118.4	Aug.–Jun.		

dann Chrysophyceae und Dinophyceae mit Anteilen von durchschnittlich je um 10 % sowie Cryptophyceae mit etwa 5 % Anteil. Die restlichen vier Klassen (Chlorophyceae, Prasinophyceae, Zygnematophyceae und Haptophyceae) leisteten zusammen Beiträge von stets weniger als 5 %. Dieses Bild bleibt auch bei Betrachtung der gesamten Wassersäule erhalten, die prozentualen Anteile der meisten Arten sind hier geringfügig zugunsten eines etwas höheren Bacillariophyteenanteils zurückgedrängt (vgl. Tab. 17 und 14 sowie Abb. 9 und 10).

Die Gesamtbiomasse des Phytoplanktons war in der Zeitreihe von April bis Dezember mit Variationskoeffizienten von 30 % in der gesamten Wassersäule und 27 % in 0–20 m sehr konstant (vgl. Tab. 17), auch die Maxima in beiden Tiefenbereichen lagen nur um den Faktor 1.6 über dem Mittelwert. Ähnlich ausgeglichen

war die Entwicklung der Bacillariophyceae, Cyanophyceae, Dinophyceae und Chlorophyceae (Variationskoeffizienten unter 50 %, Maxima weniger als doppelt so groß wie der Mittelwert).

Die Klassen Chrysophyceae, Prasinophyceae und Haptophyceae zeigten dagegen eine ausgeprägte Saisonalentwicklung (Variationskoeffizienten um 100 %, Maxima 2.5 bis 4.6 mal größer als der Mittelwert). In geringem Maße gilt letzteres auch für die Cryptophyceae und Zygnematophyceae (Variationskoeffizienten 50–60 %). Doch auch der gleichförmigen Biomasseentwicklung der vier zuerst genannten Klassen, welche zusammen mehr als vier Fünftel der Gesamtbiomasse stellten, unterlag eine ausgeprägte Dynamik auf niedrigerem systematischen Niveau. Darauf wird in den folgenden Abschnitten eingegangen.

Tab.18a: Phytoplankton Artenliste (Fortsetzung nächste Seite).

Systematische Gruppe	Biomasse 0–100 m	Min.–Max.	Biomasse 0–20 m	Min.–Max.
Abteilung Cyanophyta Klasse Cyanophyceae (4 Arten) Unterklasse (Gruppe): Coccogoneae Ordnung Chroococcales <b>Aphanocapsa spec.</b> <b>Aphanothece spec.</b> <b>Synechococcus spec.</b>	39.4± 44.8 4.7± 7.0 279.0±109.1	0.4–132.0 0.0– 20.6 81.1–476.8	29.9±34.1 3.8± 5.7 172.6±59.1	0.1–108.7 0.0– 16.4 46.2–367.1
Unterklasse Hormogoneae Ordnung Oscillatoriales <b>Lyngbya limnetica</b>	26.5± 4.7	10.6– 69.5	15.6± 8.6	0.4– 42.4
Abteilung Cryptophyta Klasse Cryptophyceae (4 Arten) Ordnung Cryptomonadales <b>Cryptomonas erosa</b> <b>C. marssonii</b> <b>Rhodomonas lacustris</b> <b>R. minuta</b>	27.8± 23.5 39.2± 29.5 12.9± 6.3 45.4± 25.2	2.0– 81.1 6.1–108.6 4.8– 26.3 5.3– 92.7	17.7±14.6 31.7±24.3 8.1± 4.5 23.2±15.6	1.1– 46.4 3.2– 84.8 2.9– 18.7 3.0– 45.1
Abteilung Dinophyta Klasse Dinophyceae (6 Arten) Ordnung Peridinales <b>Amphidinium spec.</b> <b>Ceratium hirundinella</b> <b>Glenodinium spec.</b> <b>Gymnodinium helveticum</b> <b>Peridinium willei</b> <b>P. inconspicuum</b>	25.8± 10.4 92.0± 44.9 39.2± 25.2 15.4± 5.6 8.5± 10.8 7.2± 4.9	4.4– 54.6 34.4–196.1 8.5–125.2 6.8– 29.8 0.7– 34.7 1.0– 22.9	15.2± 6.5 74.4±37.2 30.6±20.7 9.0± 4.2 7.4±10.1 6.5±13.3	2.1– 30.3 20.1–173.7 7.6– 98.7 3.8– 23.9 0.6– 33.6 1.0– 20.6
Abteilung Haptophyta Klasse Haptophyceae (1 Art) Ordnung Prymnesiales <b>Chrysochromulina spec.</b>	0.02±0.02	0.0–0.05	0.01± 0.01	0.001–0.03
Abteilung Chlorophyta Klasse Chlorophyceae (18 Arten) Ordnung Volvocales <b>Chlamydomonas spec.</b> <b>Scherffelia spec.</b> Ordnung Chlorococcales <b>Actinastrum hantzschii</b> <b>Ankistrodesmus falcatus</b> <b>A. gracilis</b> <b>Characium spec.</b>	5.4± 2.4 3.4± 3.4 0.001±0.007 0.005±0.03 0.08 ±0.08 0.5 ±0.7	1.2– 11.7 0.0– 13.8 0.0–0.04 0.0–0.2 0.0–0.3 0.0–2.8	3.5± 1.7 3.1± 3.3 0.001±0.006 0.004±0.02 0.05 ±0.04 0.3 ±0.4	0.4– 7.8 0.0–12.8 0.0–0.04 0.0–0.1 0.0–0.2 0.0–2.0



Tab.18b: Phytoplankton, systematische Artenliste: Angegeben sind die zeitgewichteten Mittelwerte der flächenbezogenen Biomassewerte für die Zeitreihe von April bis Dezember. Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung sowie Maximum-Minimum der Biomasse ( $\text{mg C m}^{-2}$ ) der gesamten Wassersäule (0–100 m) und der euphotischen Zone (0–20 m).

Systematische Gruppe	Biomasse 0–100 m	Min.–Max.	Biomasse 0–20 m	Min.–Max.
Fortsetzung Abt. Chlorophyta:				
<b>Chlorella spec.</b>	4.2 $\pm$ 4.4	0.2 –15.5	2.3 $\pm$ 2.2	0.1 –7.4
<b>Coelastrum reticulatum</b>	0.3 $\pm$ 0.9	0.0 –4.2	0.3 $\pm$ 0.8	0.0 –3.9
<b>Coenochloris spec.</b>	0.003 $\pm$ 0.007	0.0 –0.03	0.002 $\pm$ 0.007	0.0 –0.03
<b>Crucigenia tetrapedia</b>	0.2 $\pm$ 0.8	0.0 –4.3	0.007 $\pm$ 0.02	0.0 –0.1
<b>Monoraphidium contortum</b>	0.01 $\pm$ 0.02	0.0 –0.1	0.006 $\pm$ 0.01	0.0 –0.05
<b>Pediastrum boryanum</b>	0.01 $\pm$ 0.05	0.0 –0.3	0.007 $\pm$ 0.04	0.0 –0.3
<b>Scenedesmus spec. (groß)</b>	1.0 $\pm$ 1.1	0.07–3.3	0.6 $\pm$ 0.6	0.02–1.8
<b>Scenedesmus spec. (klein)</b>	0.5 $\pm$ 0.4	0.06–1.4	0.3 $\pm$ 0.2	0.05–0.9
<b>Scenedesmus quadricauda</b>	0.04 $\pm$ 0.08	0.0 –0.2	0.03 $\pm$ 0.07	0.0 –0.2
<b>Tetraedron minimum</b>	0.1 $\pm$ 0.1	0.0 –0.4	0.05 $\pm$ 0.05	0.0 –0.2
Ordnung Ulotrichales				
<b>Elakatothrix genevensis</b>	0.5 $\pm$ 0.2	0.2 –1.0	0.4 $\pm$ 0.1	0.09–0.6
<b>Koliella longiseta</b>	2.4 $\pm$ 1.8	0.4 –8.3	1.9 $\pm$ 1.5	0.2 –5.7
Klasse Zygnematomyxozoa (6 Arten)				
Ordnung Zygnematales				
<b>Spirogyra spec.</b>	1.7 $\pm$ 5.5	0.0 –47.1	1.3 $\pm$ 3.2	0.0 –22.9
Ordnung Desmidiiales				
<b>Cosmarium depressum</b>	0.1 $\pm$ 0.04	0.02–0.2	0.08 $\pm$ 0.03	0.02–0.1
<b>C. margaritaceum</b>	0.001 $\pm$ 0.004	0.0 –0.02	0.001 $\pm$ 0.003	0.0 –0.02
<b>Cosmarium spec.</b>	12.7 $\pm$ 7.3	0.0 –23.2	5.7 $\pm$ 3.3	0.0 –10.4
<b>Staurastrum cingulum</b>	0.07 $\pm$ 0.1	0.0 –1.2	0.05 $\pm$ 0.07	0.0 –0.3
<b>S. vestitum</b>	0.08 $\pm$ 0.08	0.0 –0.3	0.07 $\pm$ 0.07	0.0 –0.2
Klasse Prasinophyceae (1 Art)				
<b>Platymonas cordiformis</b>	16.1 $\pm$ 12.1	3.8 –39.6	7.3 $\pm$ 7.9	0.3 –23.8
Abteilung Heterokontophyta				
Klasse Chrysophyceae (10–13 Arten)				
Ordnung Chrysomonadales				
<b>Bitrichia chodatii</b>	0.2 $\pm$ 0.1	0.0 –0.5	0.1 $\pm$ 0.1	0.0 –0.5
<b>Chrysamoeba spec.</b>	0.03 $\pm$ 0.06	0.0 –0.2	0.03 $\pm$ 0.06	0.0 –0.2
<b>Chrysolykos skujae</b>	0.002 $\pm$ 0.005	0.0 –0.02	0.002 $\pm$ 0.004	0.0 –0.02
<b>Dinobryon borgei</b>	1.9 $\pm$ 2.7	0.01–7.4	1.1 $\pm$ 1.9	0.0 –4.8
<b>Dinobryon spp. (4 Arten)</b>	86.5 $\pm$ 135.3	0.2 –413.0	47.7 $\pm$ 75.6	0.1 –232.1
<b>Kephyrion spec.</b>	1.0 $\pm$ 1.0	0.03–3.7	0.7 $\pm$ 0.7	0.01–2.9
<b>Mallomonas tonsurata</b>	5.2 $\pm$ 3.4	0.9 –14.3	4.2 $\pm$ 3.0	0.9 –12.0
<b>M. elongata</b>	1.5 $\pm$ 1.3	0.2 –6.5	0.9 $\pm$ 0.8	0.09–4.0
<b>Phaeaster aphanaster</b>	0.6 $\pm$ 2.0	0.1 –3.1	0.5 $\pm$ 0.6	0.04–2.6
<b>Uroglena americana</b>	141.7 $\pm$ 224.0	8.8 –1013.6	100.4 $\pm$ 157.7	3.9 –694.1
Klasse Bacillariophyceae (14 Arten)				
Ordnung Centrales				
<b>Cyclotella bodanica</b>	495.9 $\pm$ 327.9	78.3 –1363.6	279.2 $\pm$ 206.5	26.4 –798.7
<b>C. comta</b>	140.3 $\pm$ 57.3	51.1 –258.8	76.8 $\pm$ 35.1	21.7 –149.5
<b>Melosira spec.</b>	0.3 $\pm$ 0.6	0.0 –3.3	0.3 $\pm$ 0.4	0.0 –2.0
<b>Stephanodiscus spec.</b>	288.5 $\pm$ 211.6	88.2 –814.8	161.1 $\pm$ 124.3	42.7 –486.5
Ordnung Pennales				
<b>Achnanthes spec.</b>	0.6 $\pm$ 0.3	0.2 –1.4	0.4 $\pm$ 0.2	0.1 –0.7
<b>Asterionella formosa</b>	58.2 $\pm$ 87.0	5.2 –295.3	32.4 $\pm$ 51.8	1.8 –192.0
<b>Cymbella spec.</b>	0.1 $\pm$ 0.1	0.0 –0.5	0.09 $\pm$ 0.07	0.0 –0.2
<b>Fragilaria crotonensis</b>	2.7 $\pm$ 1.4	0.7 –5.4	1.5 $\pm$ 0.8	0.4 –3.5
<b>Navicula spec.</b>	0.5 $\pm$ 0.3	0.07–1.4	0.2 $\pm$ 0.2	0.007–0.8
<b>Synedra acus</b>	119.8 $\pm$ 147.0	3.5 –513.6	51.1 $\pm$ 72.6	0.08 –285.6
<b>S. acus var. angustissima</b>	65.3 $\pm$ 76.8	1.0 –274.1	35.4 $\pm$ 45.9	0.3 –171.9
<b>S. nana</b>	128.4 $\pm$ 158.2	6.3 –460.6	46.0 $\pm$ 66.1	0.09 –189.5
<b>Tabellaria fenestrata</b>	0.002 $\pm$ 0.008	0.0 –0.04	0.002 $\pm$ 0.006	0.0 –0.03
<b>T. flocculosa</b>	0.1 $\pm$ 0.4	0.0 –2.4	0.05 $\pm$ 0.2	0.0 –1.6

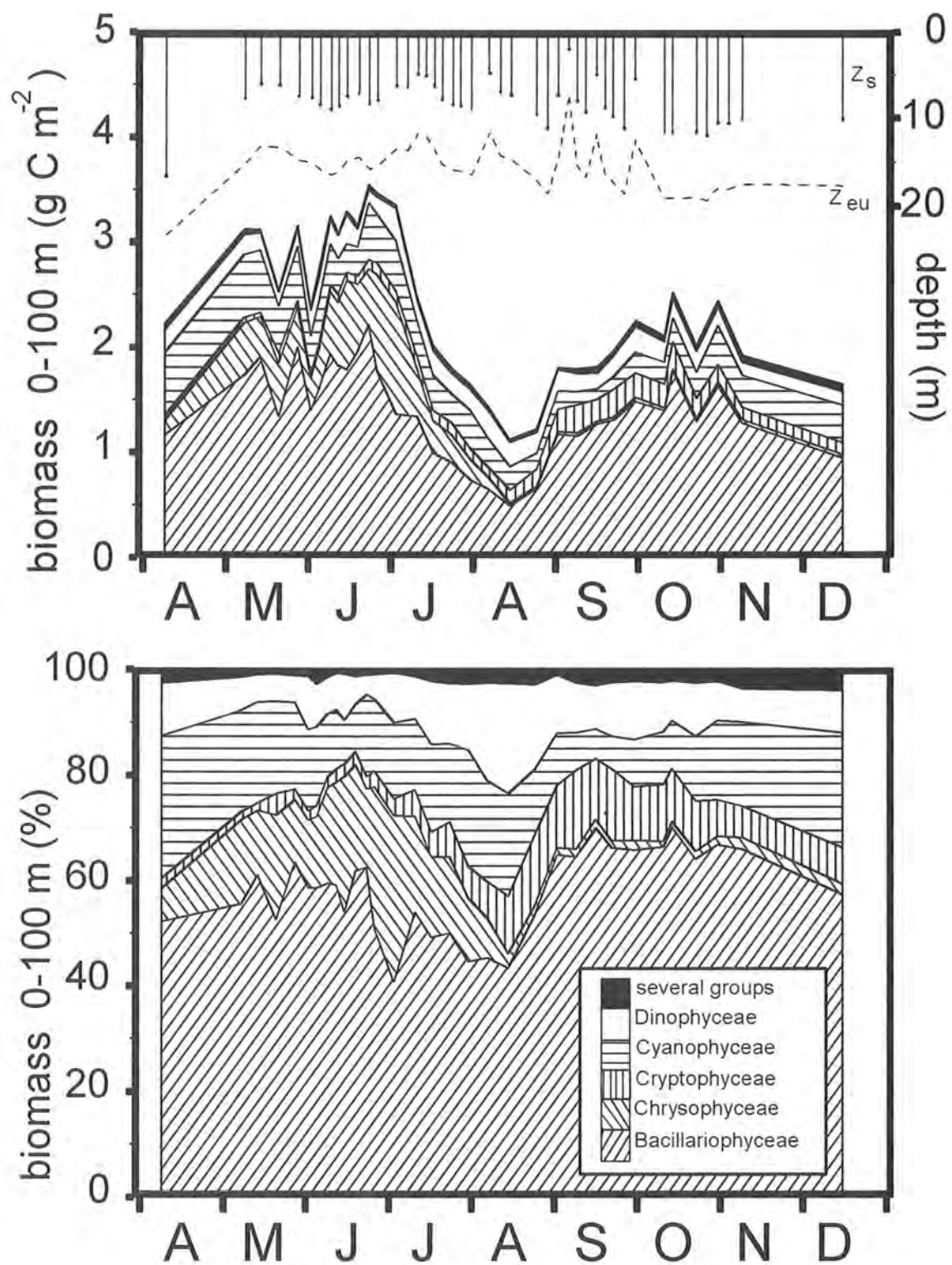


Abb. 9: Kumulierte Phytoplankton-Biomasse 0–100 m: Absolute Biomassewerte ( $\text{g C m}^{-2}$ ), Secchi-Tiefe ( $z_s$  in m) und euphotische Tiefe ( $z_{eu}$  in m nach TILZER, 1988; oben); prozentuale Anteile der Klassen (%; unten).

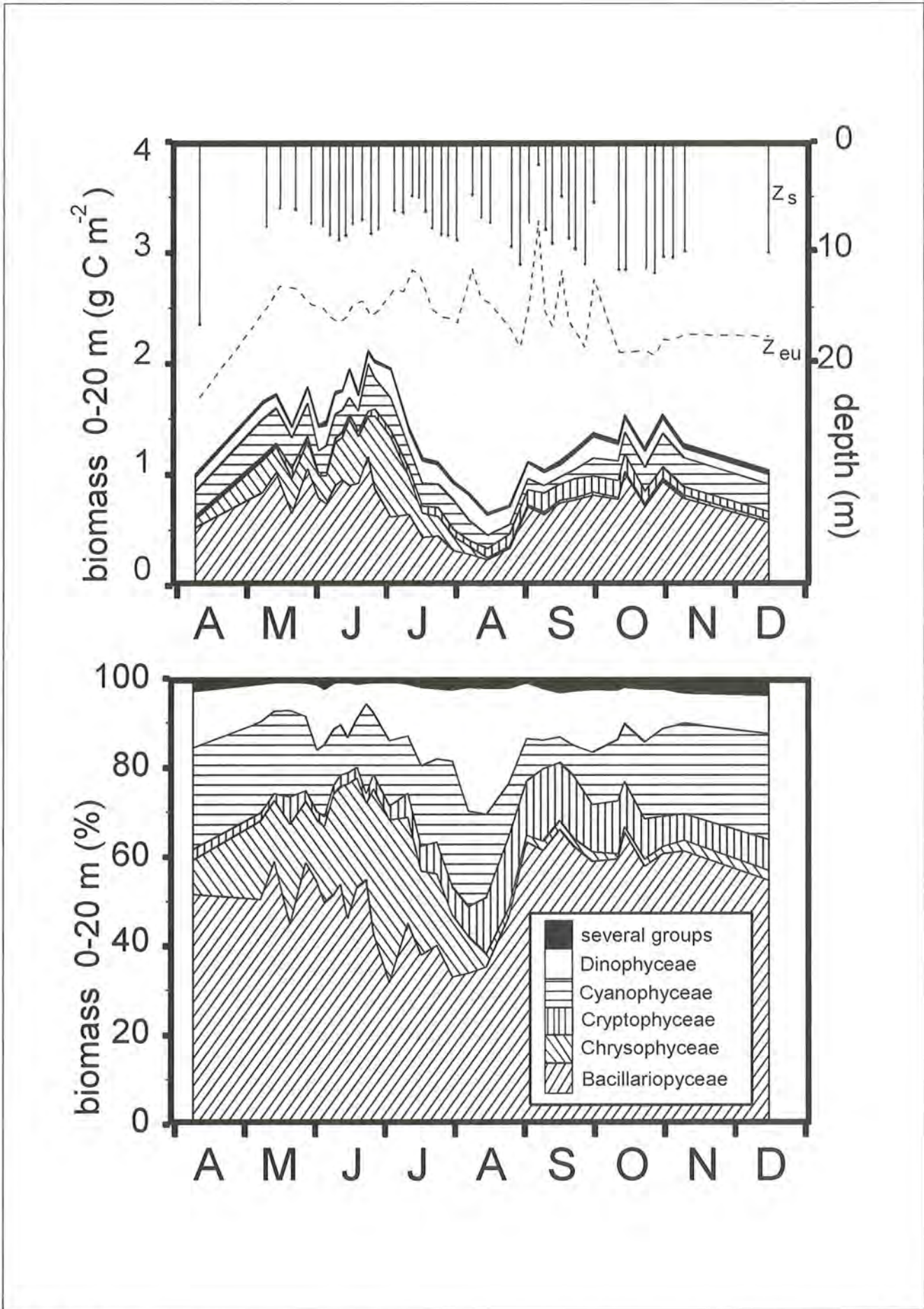


Abb. 10: Kumulierte Phytoplankton-Biomasse 0-20 m: Absolute Biomassewerte ( $\text{g C m}^{-2}$ ), Secchi-Tiefe ( $z_s$  in m) und euphotische Tiefe ( $z_{eu}$  in m nach TILZER, 1988; oben); prozentuale Anteile der Klassen (%; unten).



### 3.2.2 Bacillariophyceae

Die zeitliche Entwicklung der flächenbezogenen Bacillariophyceen-Biomasse der gesamten Wassersäule und der obersten 20 m ist in den Abbildungen 11 und 12, die der Abundanzen in den Abbildungen 13 und 14 dargestellt.

Im Frühjahr und Sommer (bis Mitte August) waren es vor allem drei *Synedra*-Arten und kleine (Durchmesser etwa 8 µm) centrische Diatomeen (*Stephanodiscus cf. hantzschii*), die das Planktonbild prägten. Anfang August änderte sich die Zusammensetzung der Diatomeen-Gesellschaft, die kleinen centrischen Diatomeen wurden durch die größeren *Cyclotella*-Arten (Durchmesser über 15 µm) abgelöst, wobei besonders *Cyclotella bodanica* hohe Biomassewerte erreichte. Im September bildete *Asterionella formosa* ein scharf abgegrenztes Maximum. Biomasse und Abundanz aller weiteren Diatomeen-Arten waren neben diesen vier Gattungen von geringer Bedeutung.

Drei Viertel der Bacillariophyceen-Biomasse wurde im Jahresmittel von centralen Arten getragen, der Anteil pennaler Arten reduzierte sich von anfänglich 50 % im April über knapp 40 % Anfang Juni auf unter 30 % Ende Juni und weniger als 10 % ab Oktober.

Von April bis Juni hatte die Gattung *Synedra* ihre Hauptentwicklung. Bereits Anfang April lagen in der euphotischen Zone (0–20 m) 251 mg C m<sup>-2</sup> und in der gesamten Wassersäule 536 mg C m<sup>-2</sup> vor. Am 28. Mai wurden in 0–20 m mit 471 mg C m<sup>-2</sup> und in 0–100 m mit 1014 mg C m<sup>-2</sup> Maximalwerte erreicht, von nun an waren die Werte rückläufig. Ab dem 17. Juli waren es in den obersten 20 m weniger als 100 mg C m<sup>-2</sup> und von Mitte August bis Mitte November weniger als 10 mg C m<sup>-2</sup>. Entsprechend wurde in 0–100 m ab dem 24. Juli weniger als 300 mg C m<sup>-2</sup>, ab dem 7. August weniger als 100 mg C m<sup>-2</sup> und von Mitte August bis Dezember weniger als 50 mg C m<sup>-2</sup> gefunden. Anfang Dezember war ein leichter Wiederanstieg zu beobachten.

Alle drei *Synedra*-Arten zeigten eine Präferenz für die 8–20 m Schicht, die jahresdurchschnittlichen Abundanzen lagen hier knapp doppelt so hoch wie in 0–8 m und Maxima traten zeitlich zuerst in 8–20 m auf. (**S. nana** 0–8 m: 45±80 Zellen ml<sup>-1</sup>, 8–20 m: 80±110 Zellen ml<sup>-1</sup>, 50 m: 68±67 Zellen ml<sup>-1</sup>; **S. acus** 0–8 m: 12±20 Zellen ml<sup>-1</sup>, 8–20 m: 21±30 Zellen ml<sup>-1</sup>, 50 m: 10±8 Zellen ml<sup>-1</sup>; **S. acus var. angustissimus** 0–8 m: 4±6 Zellen ml<sup>-1</sup>, 8–20 m: 7±10 Zellen ml<sup>-1</sup>, 50 m: 0.9±0.7 Zellen ml<sup>-1</sup>)

Die kleinste *Synedra*-Art, **S. nana**, bildete den Beginn der Sukzession dieser Gattung. Als diese Art am 8. Mai mit 190 mg C m<sup>-2</sup> ihr epilimnisches Jahresmaximum erreichte, lagen in 0–8 m 250 Zellen ml<sup>-1</sup>, in 8–20 m 284 Zellen ml<sup>-1</sup> und in 50 m 190 Zellen ml<sup>-1</sup> vor. Die jahresmaximale Konzentration dieser Art wurde erst am 28. Mai mit 354 Zellen ml<sup>-1</sup> in 8–20 m erreicht.

**Synedra acus** bildete am 14. Mai ihr Maximum von 286 mg C m<sup>-2</sup> (0–20 m) aus. Zu diesem Zeitpunkt waren in 0–8 m 73 Zellen ml<sup>-1</sup>, in 50 m 11 Zellen ml<sup>-1</sup> abundant und in 8–20 m wurde mit 111 Zellen ml<sup>-1</sup> die jahresmaximale Konzentration gemessen.

Am 19. Juni bildete **Synedra acus var. angustissimus**

mit 172 mg C m<sup>-2</sup> ihr Jahresmaximum aus, hier lagen 23 Zellen ml<sup>-1</sup> in 0–8 m, 33 in 8–20 m und eine Zelle ml<sup>-1</sup> in 50 m vor.

**Stephanodiscus** erreichte in der euphotischen Zone ein Maximum von 487 mg C m<sup>-2</sup> (815 mg C m<sup>-2</sup> in 0–100 m) am 23. Juni, einen Monat nach dem Maximum der Gattung *Synedra*. Zu diesem Zeitpunkt lagen in 0–8 m 465 Zellen ml<sup>-1</sup>, in 50 m 42 Zellen ml<sup>-1</sup> vor und in 8–20 m wurde zu diesem Termin die jahresmaximale Konzentration von 1250 Zellen ml<sup>-1</sup> gemessen. Die durchschnittlichen Konzentrationen lagen bei 205±178 Zellen ml<sup>-1</sup> in 0–8 m, 380±310 Zellen ml<sup>-1</sup> in 8–20 m und 34±21 Zellen ml<sup>-1</sup> in 50 m. In der zweiten Jahreshälfte gingen die Abundanzen schnell zurück: ab Ende Juli lagen in 8–20 m weniger als 500 Zellen ml<sup>-1</sup> und ab Mitte August stets weniger als 250 Zellen ml<sup>-1</sup> vor.

Die Biomasse von *Asterionella formosa* lag in den obersten 20 m meist um 10 mg C m<sup>-2</sup> (um 20 mg C m<sup>-2</sup> in 0–100 m), im September wurden Maximalwerte bis zu 192 mg C m<sup>-2</sup> (am 2. September) in 0–20 m (und 295 mg C m<sup>-2</sup> in 0–100 m) erreicht. Dieses Maximum war fast ausschließlich auf die Entwicklung in 8–20 m zurückzuführen. Während in 0–8 m die Abundanzen bei einem Mittelwert von 7±5 Zellen ml<sup>-1</sup> stets kleiner als 15 Zellen ml<sup>-1</sup> waren, traten in 8–20 m im Durchschnitt 69±117 Zellen ml<sup>-1</sup>, wobei ein Maximum von 424 Zellen ml<sup>-1</sup> am 2. September erreicht wurde. Diese Blüte sank im Oktober in größere Tiefen ab und in 50 m Tiefe wurde am 14. Oktober ein Maximum von 23 Zellen ml<sup>-1</sup> bei einem Mittelwert von 4±6 Zellen ml<sup>-1</sup> gemessen.

Vor Mitte August variierte die Biomasse der Gattung *Cyclotella* in den obersten 20 m der Wassersäule zwischen 100 und 300 mg C m<sup>-2</sup>, ab Anfang September waren es 450 mg C m<sup>-2</sup>, ab Mitte September mehr als 500 mg C m<sup>-2</sup>, und am 14. Oktober wurde ein Maximum von 876 mg C m<sup>-2</sup> (1494 mg C m<sup>-2</sup> in 0–100 m) erreicht. Diese eingipflige Jahresentwicklung wurde wesentlich von der größeren der beiden Arten, *Cyclotella bodanica*, geprägt. Bei einem Mittelwert von 26±19 Zellen ml<sup>-1</sup> in 8–20 m, 7±9 Zellen ml<sup>-1</sup> in 0–8 m und 2±1 Zellen ml<sup>-1</sup> in 50 m lagen die Abundanzen bis Ende August zumeist unter 20 Zellen ml<sup>-1</sup>. Dahingegen traten von September bis Mitte November in 8–20 m Abundanzen von 40 Zellen ml<sup>-1</sup> und bis zu 84 Zellen ml<sup>-1</sup> (am 14. Oktober) auf. In 0–8 m wurde ein Jahresmaximum von 34 Zellen ml<sup>-1</sup> am 11. November, also einen Monat später als in 8–20 m, erreicht.

Im Gegensatz hierzu zeigte *Cyclotella comta* eine zweigipflige Entwicklung, wobei die Abundanzen zu Beginn und am Ende der Untersuchung in 0–8 m höher als in 8–20 m waren (Zirkulationsphase). Im Mai traten Abundanzen von bis zu 51 Zellen ml<sup>-1</sup> (am 28. Mai in 0–8 m), im Juni bis zu 39 Zellen ml<sup>-1</sup> (am 19. Juni in 8–20 m) und im Oktober von 49 Zellen ml<sup>-1</sup> (31. Oktober in 8–20 m) und 33 Zellen ml<sup>-1</sup> (am 9. November in 0–8 m) auf. Dahingegen lagen die Abundanzen von Mitte Juli bis Ende September in 8–20 m unter 20 Zellen ml<sup>-1</sup> und unter 10 Zellen ml<sup>-1</sup> in 0–8 m. (Mittelwerte 0–8 m: 17±13 Zellen ml<sup>-1</sup>; 8–20 m: 23±10 Zellen ml<sup>-1</sup>; 50 m: 3±2 Zellen ml<sup>-1</sup>).

**Fragilaria crotonensis** war perennierend abundant, wobei während der Stratifikation die 8–20-m-Schicht

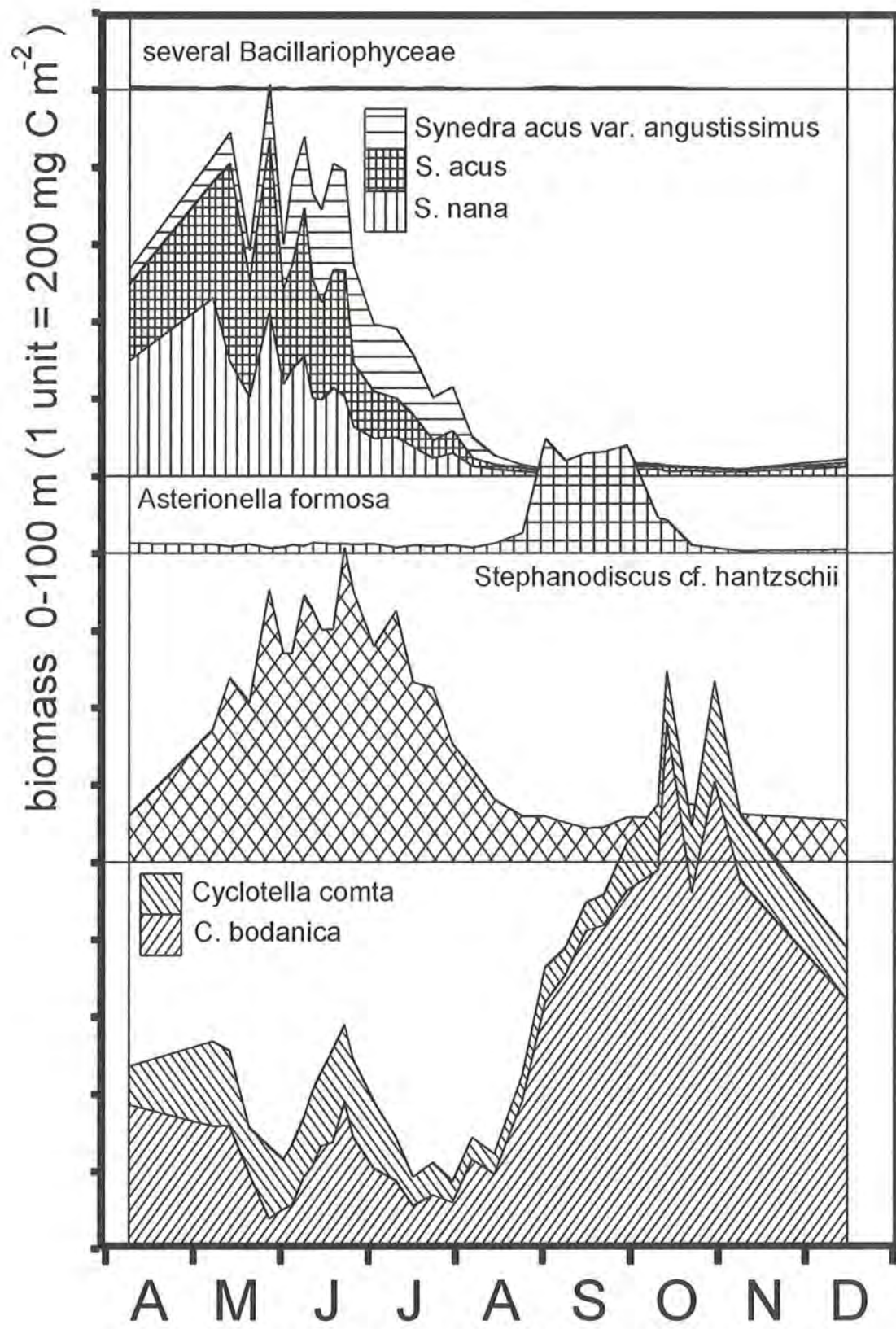


Abb. 11: Flächenbezogene Phytoplankton-Biomasse 0-100 m (mg C m<sup>-2</sup>): Bacillariophyceae.

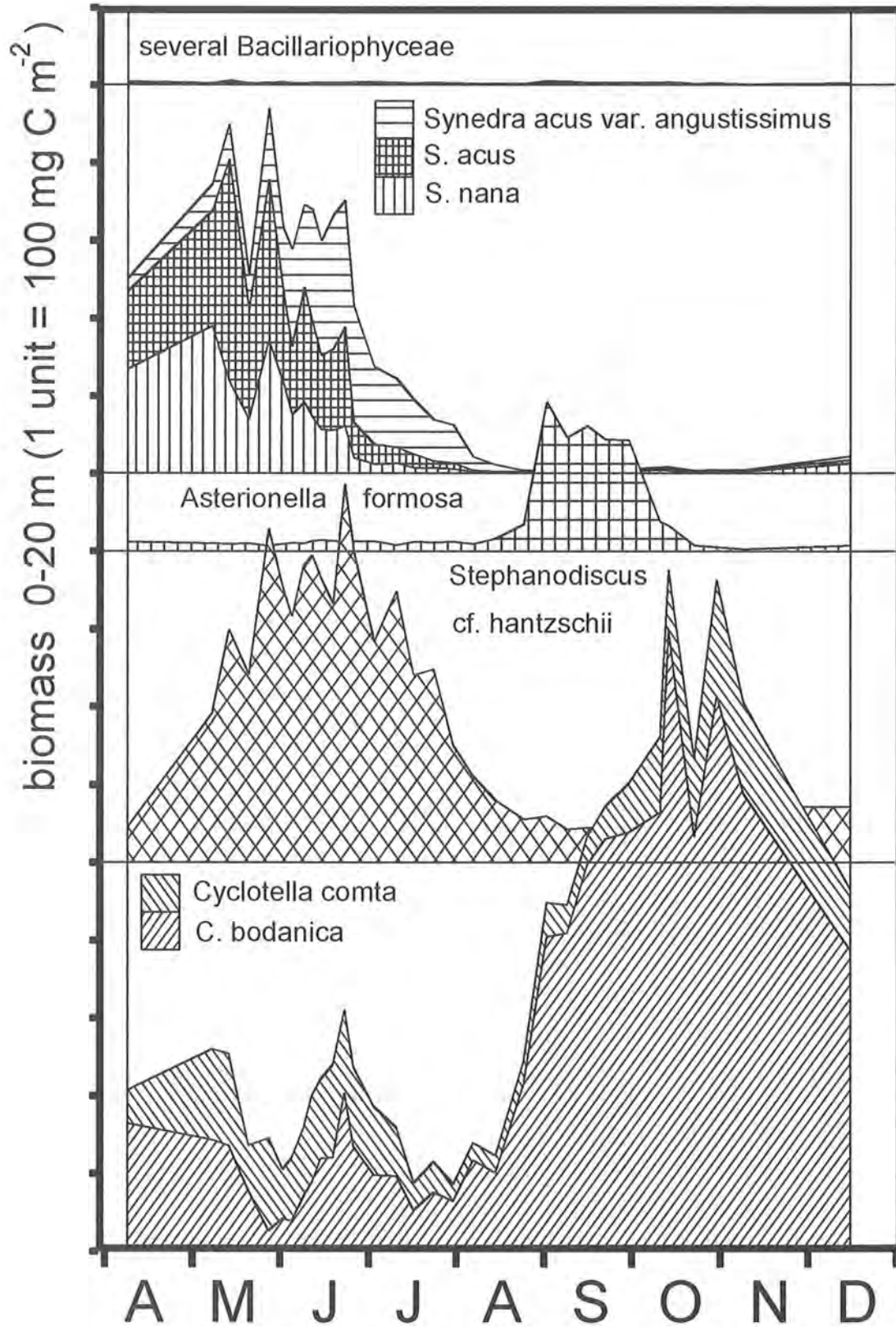


Abb. 12: Flächenbezogene Phytoplankton-Biomasse 0–20 m (mg C m<sup>-2</sup>): Bacillariophyceae.



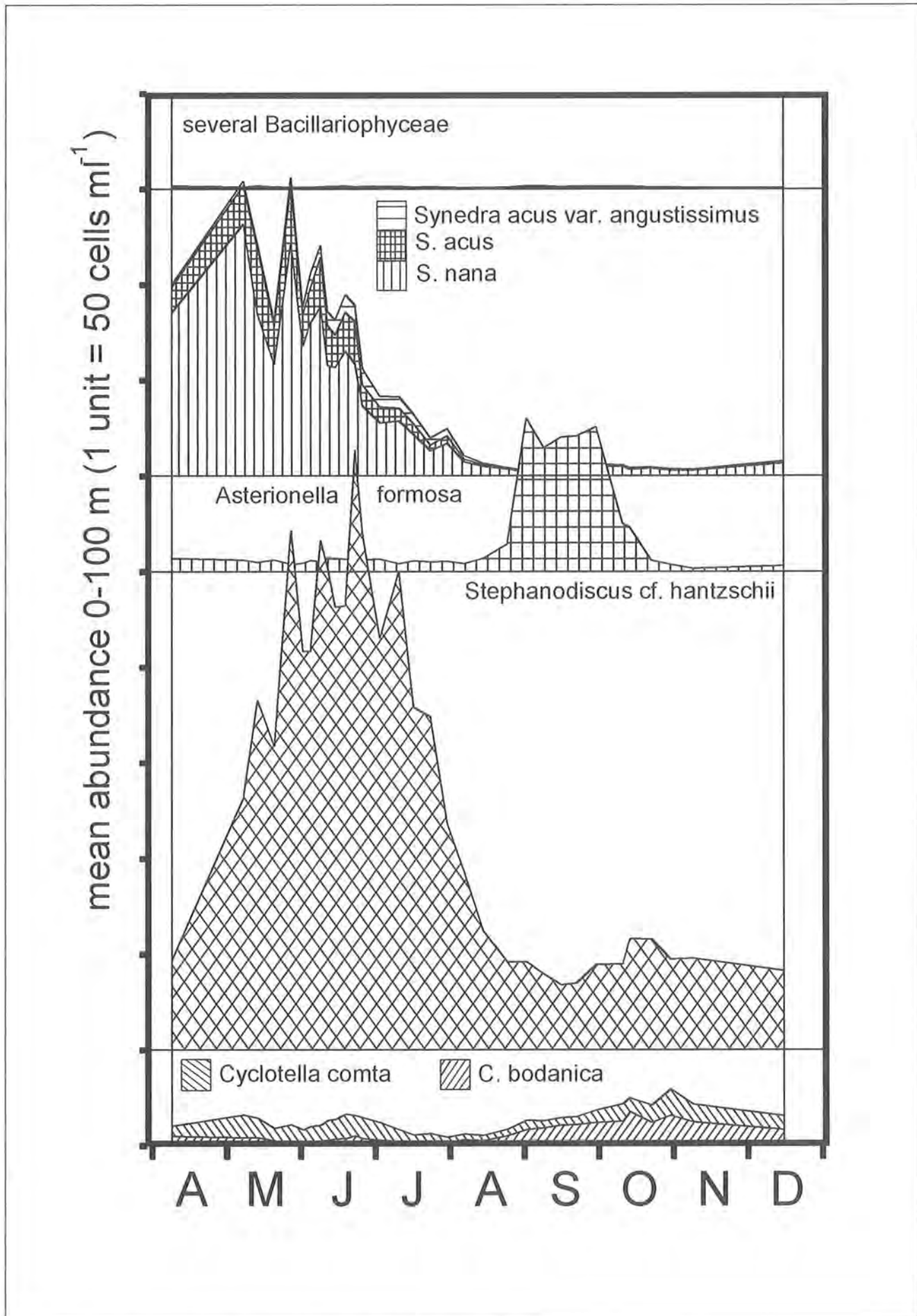


Abb. 13: Mittlere Phytoplankton-Abundanz 0-100 m (Ind. ml<sup>-1</sup>): Bacillariophyceae.

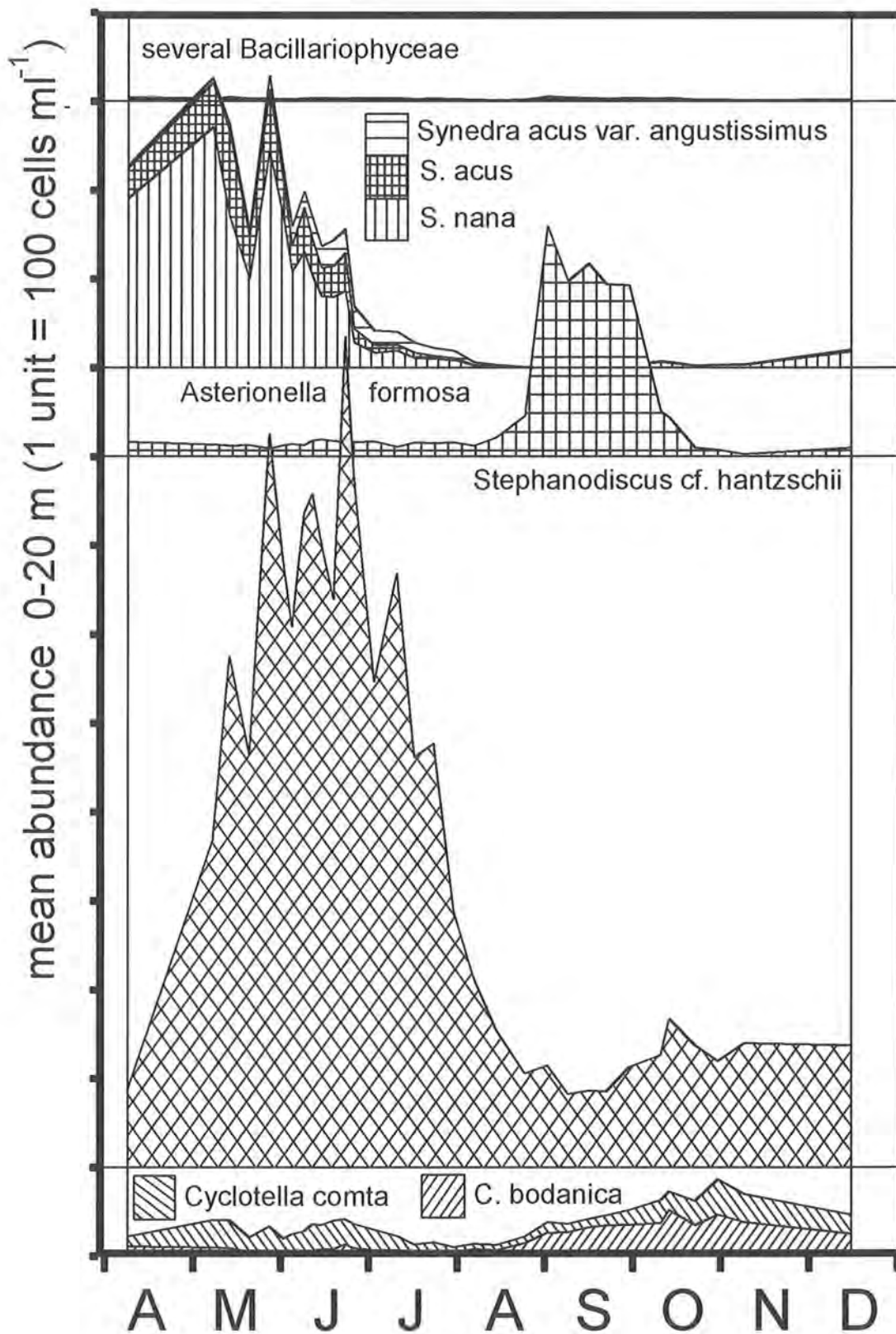


Abb. 14: Mittlere Phytoplankton-Abundanz 0-20 m (Ind. ml<sup>-1</sup>): Bacillariophyceae.



bevorzugt wurde. Bis Ende Mai war die Art in den obersten 20 m mit 1–4 Zellen  $\text{ml}^{-1}$  vertreten, während von da an die Abundanzen in 0–8 m auf nahe Null zurückgingen, stiegen sie in 8–20 m an und bis in den späten Herbst waren 2 bis knapp 7 Zellen  $\text{ml}^{-1}$  abundant. Besonders von September bis Mitte Oktober waren hohe Werte vorhanden. Von Ende Oktober bis Dezember waren in 0–8 m und 8–20 m knapp 1 Zelle  $\text{ml}^{-1}$  vorhanden. Die Abundanzen in 50 m lagen stets unter 1 Zellen  $\text{ml}^{-1}$ . **Melosira spec.** trat sporadisch, in Abundanzen von weniger als 1 Zellen  $\text{ml}^{-1}$  mit einer leichten Präferenz für die erste Jahreshälfte auf. Die Gattung **Tabellaria** war mit zwei sporadisch auftretenden Arten besonders in der ersten Jahreshälfte vertreten, die Abundanzen lagen unter 0.7 Zellen  $\text{ml}^{-1}$ . **Cymbella spec.** und **Navicula spec.** traten perennierend in Abundanzen von weniger als 0.7 Zellen  $\text{ml}^{-1}$  auf. Gleiches gilt für **Achnanthes spec.**, welche Abundanzen bis zu 2 Zellen  $\text{ml}^{-1}$  erreichte. Die durchschnittliche Biomasse von **Melosira spec.**, **Tabellaria spp.**, **Achnanthes spec.**, **Cymbella spec.** und **Navicula spec.** war für jede Art kleiner als  $0.7 \text{ mg C m}^{-2}$  (0–100 m) und auch die Maximalwerte überschritten  $2.0 \text{ mg C m}^{-2}$  nicht.

### 3.2.3 Chrysophyceae

Die Chrysophyceae hatten ihren Entwicklungsschwerpunkt besonders in der ersten Jahreshälfte, wobei zwei koloniebildende Formen im Vordergrund standen: im April und Mai die Gattung **Dinobryon**, von Mitte Mai bis Ende Juli **Uroglena americana** (vgl. Abb. 15 und 16). Letztere erreichte Anfang Juli mit  $694 \text{ mg C m}^{-2}$  in der euphotischen Zone (bzw.  $1014 \text{ mg C m}^{-2}$  in 0–100 m) ihr Jahresmaximum. Von Mitte Juni bis Mitte Juli betrug die Biomasse dieser Art mehr als  $300 \text{ mg C m}^{-2}$ , während ab Mitte August nurmehr bis zu  $10 \text{ mg C m}^{-2}$  in den obersten 20 m vorlagen (resp. mehr als  $400 \text{ mg C m}^{-2}$  und  $10\text{--}20 \text{ mg C m}^{-2}$  in der gesamten Wassersäule). **Dinobryon** hatte in der ersten Maiwoche ein Maximum von  $232 \text{ mg C m}^{-2}$  ( $413 \text{ mg C m}^{-2}$  in 0–100 m), bis Ende Juni lagen noch mehr als  $50 \text{ mg C m}^{-2}$  ( $100 \text{ mg C m}^{-2}$  in 0–100 m), von da an zumeist weniger als  $10 \text{ mg C m}^{-2}$  (bzw.  $10\text{--}20 \text{ mg C m}^{-2}$ ) vor. Alle anderen Gruppen dieser Klasse waren bezüglich der Biomasse vergleichsweise bedeutungslos.

**Dinobryon** erreichte im Mai in 8–20 m Tiefe Abundanzen von 100–275 Zellen  $\text{ml}^{-1}$ , während die Abundanzen in 0–8 m stets unter 75 Zellen  $\text{ml}^{-1}$  und in 50 m unter 15 Zellen  $\text{ml}^{-1}$  lagen. Von April bis Mai lag die Abundanz von **Uroglena americana** in 0–8 m mit bis zu 1200 Zellen  $\text{ml}^{-1}$  rund doppelt so hoch wie in 8–20 m (bis zu 600 Zellen  $\text{ml}^{-1}$ ). Bereits ab Anfang Juni überstiegen die Zellzahlen in 8–20 m jene in 0–8 m, welche bis Mitte Juli im Bereich um 1000 Zellen  $\text{ml}^{-1}$  verblieben. In 8–20 m Tiefe bildete **U. americana** ein zweigipfliges Maximum aus:  $3672 \text{ Zellen ml}^{-1}$  am 15. Juni und  $5611 \text{ Zellen ml}^{-1}$  am 3. Juli. Im folgenden waren die Abundanzen rückläufig, und ab Mitte August lagen die Konzentrationen stets unter 75 Zellen  $\text{ml}^{-1}$ . Der Mittelwert der Abundanz von **U. americana** in 0–8 m Tiefe betrug  $329\pm 433 \text{ Zellen ml}^{-1}$  für den gesamten Untersuchungs-

zeitraum ( $n=32$ ) und  $641\pm 432 \text{ Zellen ml}^{-1}$  für den Zeitraum April bis Juli ( $n=18$ ). Für 8–20 m lagen die ganzjährigen Mittelwerte bei  $618\pm 1167 \text{ Zellen ml}^{-1}$  und  $1264\pm 1346 \text{ Zellen ml}^{-1}$  bis Juli.

Von Juni bis August lag **Chrysolykos** mit bis zu 265 Zellen  $\text{l}^{-1}$  in 0–8 m vor. **Phaeaster aphanaster**, **Kephyrion**, **Bitrichia chodatii** und zwei **Mallomonas**-Arten traten perennierend, verstärkt aber seit Beginn August in Erscheinung. **Phaeaster aphanaster** trat besonders im August und September mit bis zu 6 Zellen  $\text{ml}^{-1}$  in 8–20 m Tiefe, im Mittel aber weniger als 1 Zelle  $\text{ml}^{-1}$  auf. **Kephyrion** bildete ab Ende Juli, verstärkt aber von Mitte September bis Mitte Oktober eine Population von bis zu 35 Zellen  $\text{ml}^{-1}$  besonders in 0–8 m Tiefe aus. **Bitrichia chodatii** zeigte keine ausgeprägte Tiefenpräferenz und trat in Konzentrationen unterhalb 1.5 Zellen  $\text{ml}^{-1}$  auf. Bis Mitte August waren die beiden **Mallomonas**-Arten mit bis knapp 5 Zellen  $\text{ml}^{-1}$  in 8–20 m Tiefe, ab da mit bis zu 7.5 Zellen  $\text{ml}^{-1}$  in 0–8 m Tiefe abundant. Ab Mitte Oktober trat **Dinobryon borgei**, eine Art, die bis dahin beinahe nur in 50 m Tiefe gefunden wurde, zuerst in 8–20 m und anschließend auch in 0–8 m auf. Hier erreichte sie Maximalabundanzen von bis zu 30 Zellen  $\text{ml}^{-1}$ .

### 3.2.4 Cryptophyceae

Die Klasse Cryptophyceae bildete in der zweiten Jahreshälfte, besonders von August bis Oktober, maximale Biomassewerte aus (vgl. Abb. 17 und 18). Während bis Mitte August  $20\text{--}100 \text{ mg C m}^{-2}$  in den obersten 20 m vorlagen, waren es von Ende August bis Ende Oktober über  $100 \text{ mg C m}^{-2}$ , maximal  $173 \text{ mg C m}^{-2}$  am 22. September.

Zur Biomasse (0–100 m) dieser Klasse trugen die beiden perennierend abundanten Gattungen **Rhodomonas** und **Cryptomonas** im Jahresdurchschnitt jeweils 50 % bei, in den obersten 20 m war dieses Verhältnis um zehn Prozent zugunsten von **Cryptomonas** verschoben (Anteil **Cryptomonas**  $59.5\% \pm 15.8\%$ ,  $21.9\text{--}88.5\%$  in 0–20 m und  $50.9\% \pm 12.9\%$ ,  $23.0\text{--}78.9\%$  in 0–100 m,  $n=32$ ). Die durchschnittlichen Abundanzen von **Rhodomonas** in der 0–20-m-Zone lagen aber mit 107 Zellen  $\text{ml}^{-1}$  um den Faktor vier bis fünf höher als die von **Cryptomonas** (23 Zellen  $\text{ml}^{-1}$ ).

Die Gattung **Cryptomonas** bevorzugte die 0–8 m Tiefenschicht, die Abundanzen waren hier höher und Maxima traten zeitlich zuerst hier und dann in den darunterliegenden Wasserschichten auf. Die Zellzahl von **Cryptomonas marsonii** zeigte von April (eine Zelle  $\text{ml}^{-1}$  in 0–8 m) bis Ende September ( $89 \text{ Zellen ml}^{-1}$  in 0–8 m) einen nahezu stetigen Anstieg. Der am 21. Mai erreichte Jahresmaximalwert von 120 Zellen  $\text{ml}^{-1}$  (0–8 m) fällt allerdings aus dieser Reihe heraus. Die Mittelwerte der Abundanz waren in 0–8 m  $37\pm 30 \text{ Zellen ml}^{-1}$ , in 8–20 m  $10\pm 10 \text{ Zellen ml}^{-1}$  und  $0.4\pm 0.3 \text{ Zellen ml}^{-1}$  in 50 m. **Cryptomonas erosa** lag vor August mit weniger als 1–2 Zellen  $\text{ml}^{-1}$  vor, ab August erfolgte eine schnelle Zunahme der Abundanz und am 11. Oktober wurde ein Jahresmaximum von 10 Zellen  $\text{ml}^{-1}$  erreicht. Die mittleren Abundanzen der Tiefenschichten waren: 0–8 m  $3\pm 3 \text{ Zellen ml}^{-1}$ , 8–20 m  $1\pm 1 \text{ Zellen ml}^{-1}$  und 50 m  $0.3\pm 0.4 \text{ Zellen ml}^{-1}$ .



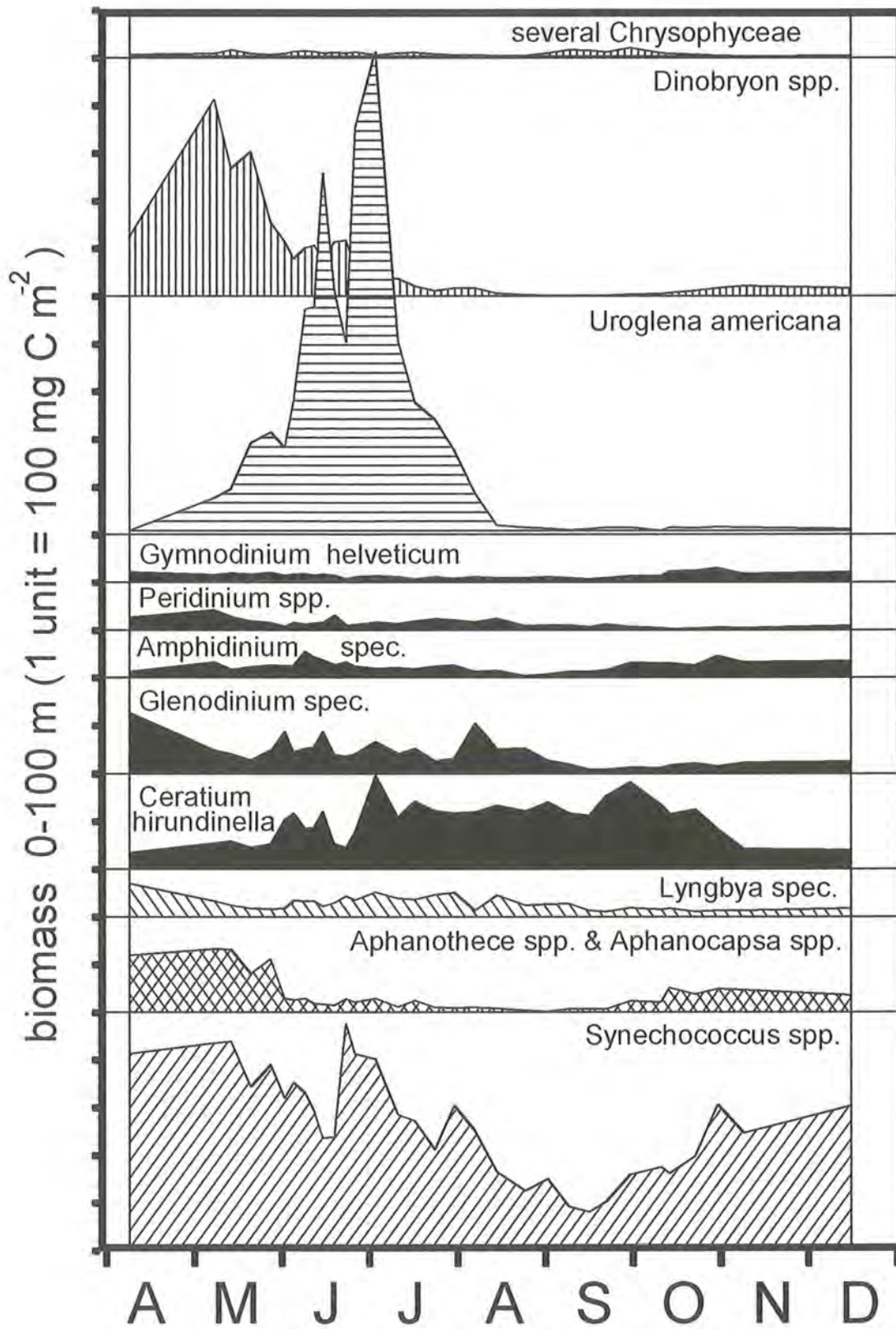


Abb. 15: Flächenbezogene Phytoplankton-Biomasse 0-100 m (mg C m<sup>-2</sup>): Cyanophyceae, Dinophyceae und Chrysophyceae.

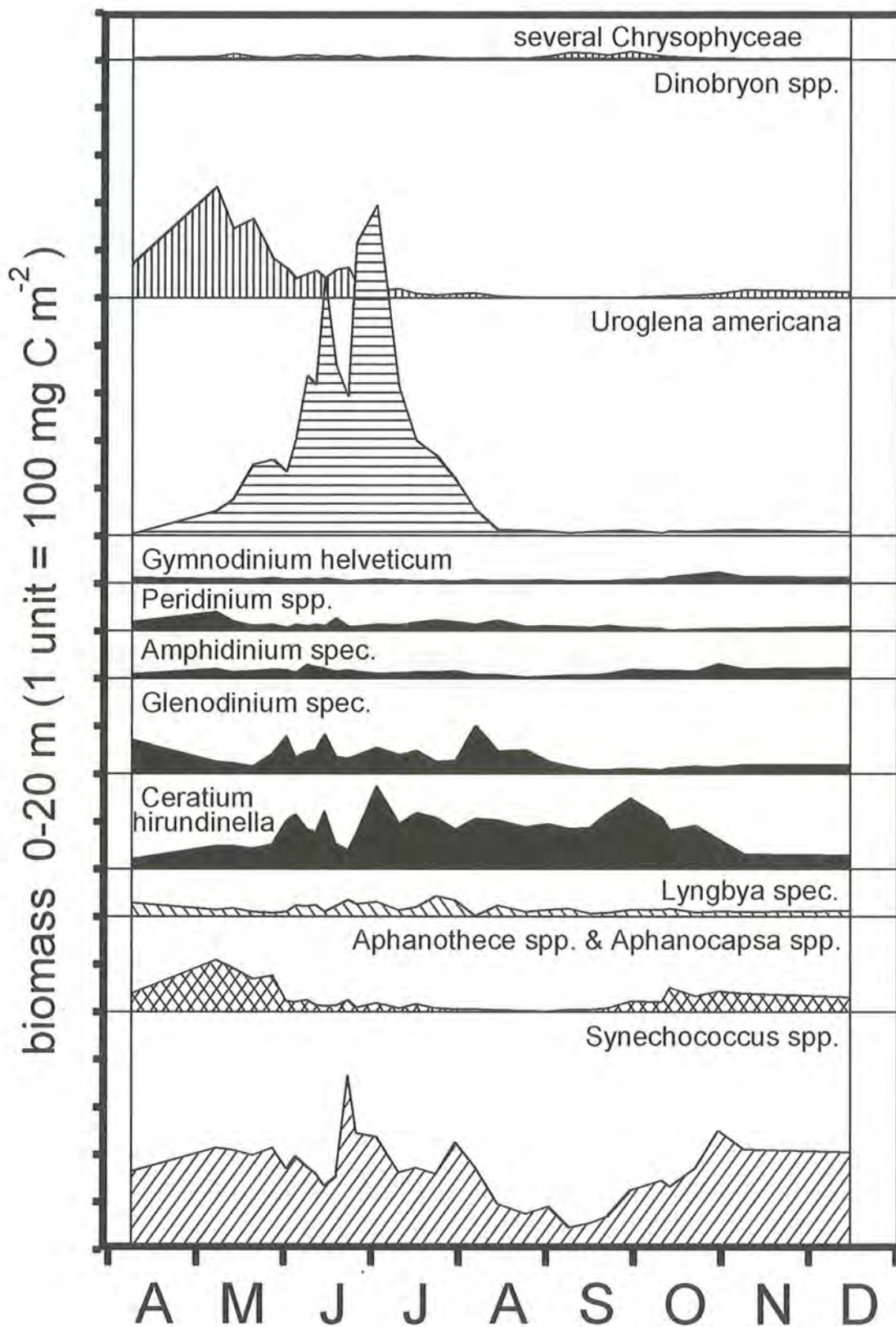


Abb. 16: Flächenbezogene Phytoplankton-Biomasse 0–20 m ( $\text{mg C m}^{-2}$ ): Cyanophyceae, Dinophyceae und Chrysophyceae.

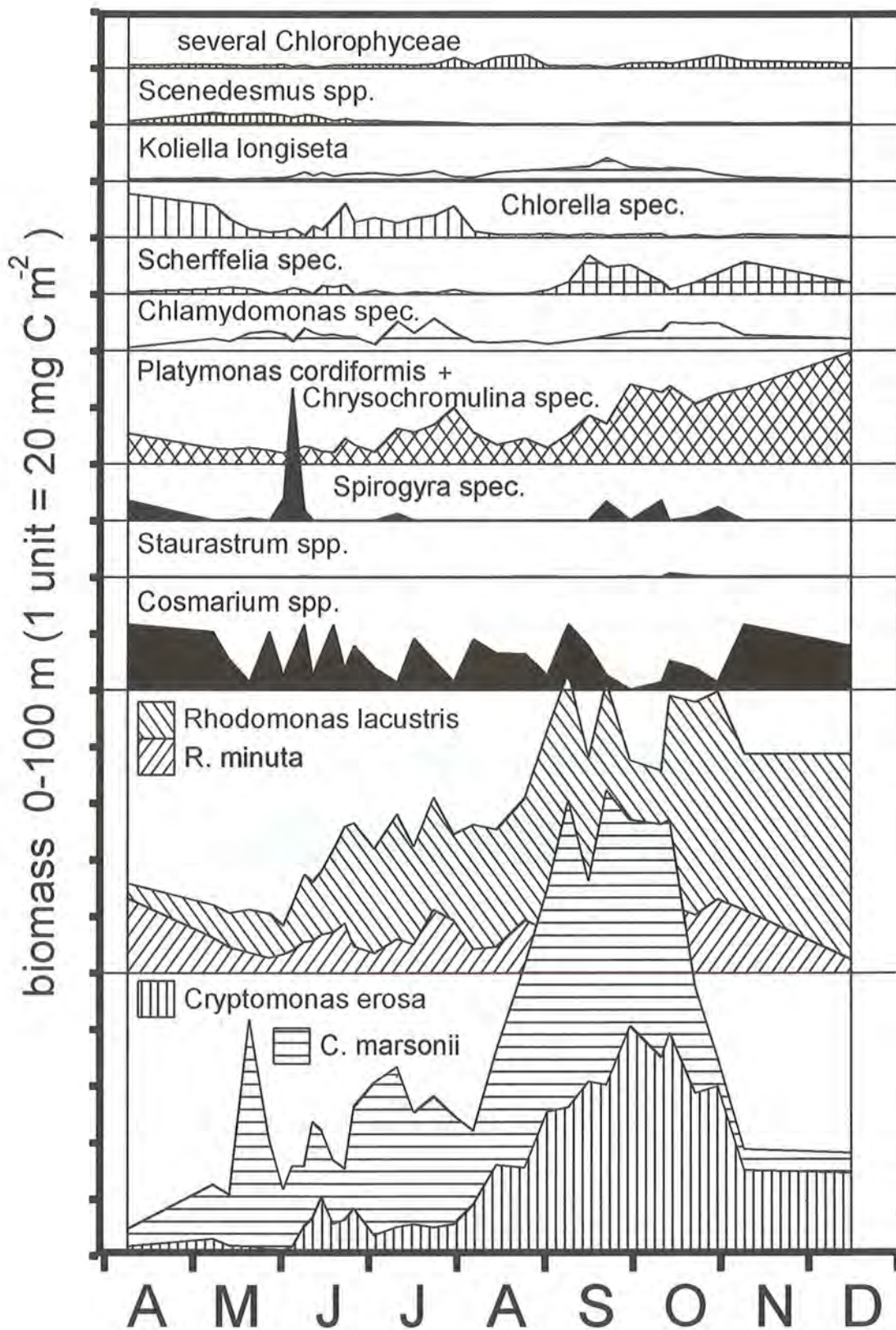


Abb. 17: Flächenbezogene Phytoplankton-Biomasse 0-100 m ( $\text{mg C m}^{-2}$ ): Cryptophyceae, Zygnematophyceae, Prasinophyceae (incl. Haptophyceae, diese aber  $<0.05 \text{ mg C m}^{-2}$ ) und Chlorophyceae.



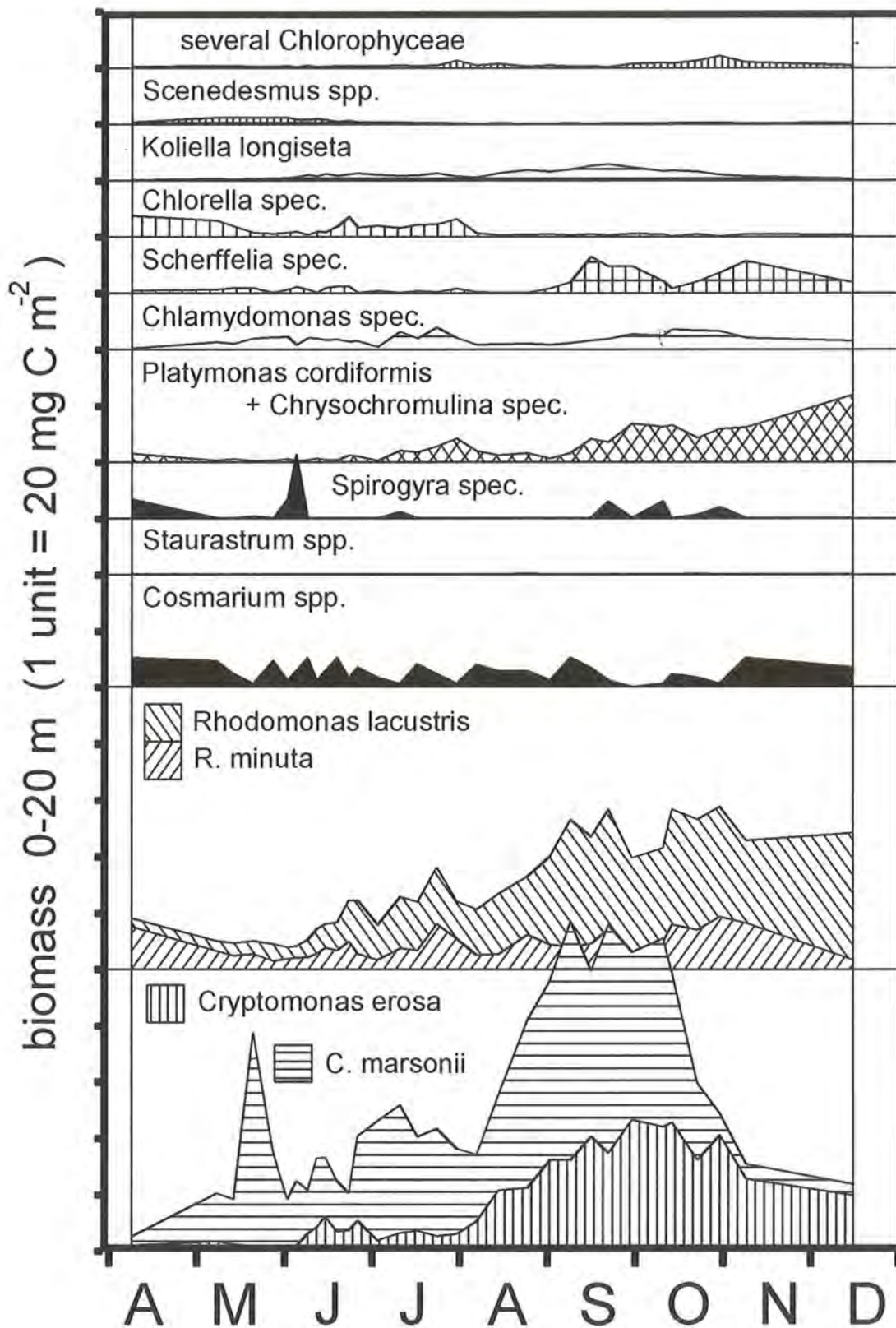


Abb. 18: Flächenbezogene Phytoplankton-Biomasse 0–20 m ( $\text{mg C m}^{-2}$ ): Cryptophyceae, Zygnematophyceae, Prasinophyceae (incl. Haptophyceae, diese aber  $<0.03 \text{ mg C m}^{-2}$ ) und Chlorophyceae.

**Rhodomonas minuta** bevorzugte die 8–20-m-Schicht. Hier erhöhte sich die Zellzahl Anfang Juni von weniger als 50 Zellen ml<sup>-1</sup> auf 100–120 Zellen ml<sup>-1</sup>, während in 0–8 und 50 m noch bis Ende August um 50 Zellen ml<sup>-1</sup> vorlagen. Ende August stiegen die Abundanzen in 8–20 m auf bis zu 253 Zellen ml<sup>-1</sup> am 9. September, von da an waren die Zahlen hier rückläufig. Ebenfalls ab Ende August nahmen auch die Abundanzen in 0–8 m Tiefe zu, und am 31. Oktober wurden hier maximale 206 Zellen ml<sup>-1</sup> gemessen, ab 11. Oktober waren die Abundanzen hier höher als in 8–20 m. Die mittlere Abundanz betrug in 0–8 m: 68±72 Zellen ml<sup>-1</sup>, in 8–20 m: 104±65 Zellen ml<sup>-1</sup> und in 50 m: 22±12 Zellen ml<sup>-1</sup>.

**Rhodomonas lacustris** war in ähnlichen Abundanzen in 0–8 m und in 8–20 m Tiefe vertreten. Die Zellzahlen in 8–20 m lagen von Juni bis Oktober geringfügig über denen in 0–8 m, und erst ab Mitte Oktober kehrte sich das Verhältnis um, und in 0–8 m Tiefe wurde der Jahresmaximalwert von 69 Zellen ml<sup>-1</sup> gemessen. Die mittleren Abundanzen waren: 18±15 Zellen ml<sup>-1</sup>, in 8–20 m: 17±12 Zellen ml<sup>-1</sup> und in 50 m: 2±1 Zellen ml<sup>-1</sup>.

### 3.2.5 Cyanophyceae (incl. APP)

Wichtigste Vertreter der Klasse Cyanophyceae (vgl. Abb. 15 und 16) waren coccale Picoplankter vom **Synechococcus**-Typ, diese stellten im Jahresdurchschnitt vier Fünftel der Cyanophyteenbiomasse (80.8 %±5.5 % 68.6–91.7 % in 0–100 m und 79.2 %±8.2 % 63.4–97.2 % in 0–20 m, n=32). Maximale mittlere Abundanzen erreichte diese Gruppe in der Tiefenstufe 8–20 m, in den darunter- und darüberliegenden Mischproben wurden im Jahresmittel nur etwas mehr als halb so große Abundanzen gemessen. In 50 m und 100 m lagen die Mittelwerte der Abundanz um den Faktor Zehn niedriger als in 8–20 m (vgl. Tab. 19).

Zu Beginn der Untersuchung (homothermer Wasserkörper) waren die **Synechococcus**-Abundanzen in den obersten 30 m des Sees nahezu identisch, und in 50 m und 100 m Tiefe lagen halb so große Werte wie in der jeweils darüberliegenden Tiefenstufe vor. Bis Jahresmitte nahmen die Zellzahlen in 8–20 m und 20–30 m recht kontinuierlich zu, so daß Ende Juni in diesen Tiefen maximale Werte auftraten (maximal 177 500 Zellen ml<sup>-1</sup> in 8–20 m am 23. Juni). Abgesehen von einem Nebenmaximum (Ende Juli/Anfang August), das in 8–20 m ausgeprägt (121 000 Zellen ml<sup>-1</sup> am 31. Juli) und in 20–30 m abgeschwächt (48 000 Zellen ml<sup>-1</sup> am 31. Juli)

auftrat, waren die Zellzahlen in den Monaten Juli, August und September rückläufig, bis ab Oktober ein erneuter Anstieg erfolgte. Dieses Herbstmaximum brachte jedoch bei weitem nicht mehr die Abundanzen des Frühjahr/Frühsummer-Maximums. Maximale Abundanzen von jetzt 94 000 Zellen ml<sup>-1</sup> traten kurzzeitig in 0–8 m Tiefe auf. Rückläufige Abundanzen zeigten sich zuerst in 0–8 m, dann in 20–30 m und zuletzt in 8–20 m auf, ansteigende Werte in umgekehrter Reihenfolge. In 50 m und 100 m Tiefe nahmen die Abundanzen von April bis Juni ab, um dann auf niedrigerem Niveau zu verharren, bis gegen Ende der Untersuchung ein leichter Wiederanstieg erfolgte (homothermer Wasserkörper).

Die über 0–20 m kumulierte Biomasse von **Synechococcus** zeigt einen sehr ausgeglichenen Jahresgang (Variationskoeffizient 34.1 %). Hierbei blieb der generelle Trend: Hauptmaximum Ende Juni, rückläufige Werte von Juli bis September („Sommerloch“), gefolgt von einem herbstlichen Wiederanstieg, jedoch erhalten. Die Kumulation über 0–100 m bringt das gleiche Bild (Variationskoeffizient 39.1 %), abgesehen davon, daß bereits im April und Mai eine hohe Gesamtbiomasse, infolge der vergleichsweise hohen Tiefenwerte, erreicht wurden.

Unter den koloniebildenden Blaualgen trat **Aphanothece spec.** erst ab Ende September auf (100–6000 Zellen ml<sup>-1</sup>), **Aphanocapsa spec.** war zwar perennierend abundant, erreichte ihre Maximalwerte jedoch bereits im Frühjahr (39 100 Zellen ml<sup>-1</sup> am 8. Mai). Fädige Blaualgen (**Lyngbya**-Typ) waren besonders im Frühjahr und Sommer zu finden.

### 3.2.6 Dinophyceae

Auch unterhalb der Klassenebene war die Biomasseentwicklung der Dinophyceae sehr ausgeglichen (vgl. Abb. 15 und 16). Die Variationskoeffizienten der Biomasse in der 0–20-m-Zone bewegten sich für die einzelnen Arten zwischen 43.0 % und 70.9 % (bzw. 36.3 % bis 68.0 % in der gesamten Wassersäule). Nur **Peridinium willei**, dessen Vorkommen weitgehend auf die erste Jahreshälfte beschränkt war, zeigte größere Schwankungen (Variationskoeffizienten 137.0 in 0–20 m und 127.0 in 0–100 m).

**Peridinium willei** trat Anfang Mai mit maximal 750 Zellen l<sup>-1</sup> in 0–8 m Tiefe auf, anschließend verlagerte es sein Hauptvorkommen nach 8–20 m, hier traten Mitte Juni noch einmal bis zu 320 Zellen l<sup>-1</sup> auf (Mittelwerte 0–8 m: 101±233 Zellen l<sup>-1</sup>; 8–20 m: 71±69 Zellen l<sup>-1</sup>).

Abb. 19: Abundanzen von *Synechococcus* in verschiedenen Tiefen: Zeitgewichteter (April–Dezember) Mittelwert ± Standardabweichung (10<sup>3</sup> Zellen ml<sup>-1</sup>; n=32), Variationskoeffizient (%), Minimum-Maximum (10<sup>3</sup> Zellen ml<sup>-1</sup>) und Monat der minimalen bzw. maximalen Abundanz.

Tiefe	Mittel.±Stdab. (10 <sup>3</sup> Zellen ml <sup>-1</sup> )	VK (%)	Min.–Max. (10 <sup>3</sup> Zellen ml <sup>-1</sup> )	Min.–Max. Monat
0– 8 m	44.1±27.6	62.6	2.4– 93.9	Aug.–Okt.
8–20 m	71.2±24.6	34.5	22.4–177.5	Sep.–Jun.
20–30 m	44.6±25.6	57.5	8.0–113.5	Okt.–Jun.
50 m	6.5± 6.6	102.1	1.1– 27.2	Sep.–Apr.
100 m	4.3± 3.2	73.5	0.6– 13.9	Sep.–Mai



Etwa die Hälfte der Dinophyteenbiomasse wurde im Jahresdurchschnitt von *Ceratium hirundinella* gestellt. Diese Art zeigte eine ähnliche Tendenz zur Tiefenverlagerung ihres Populationsschwerpunktes wie *Peridinium willei*. Die epilimnische Abundanz von *C. hirundinella* nahm bis Ende Juni auf maximal 3180 Zellen  $l^{-1}$  zu und war anschließend, abgesehen von einem Nebenmaximum im Spätsommer, rückläufig. Die Abundanzen in 8–20 m waren bis Ende Juni gering ( $< 30$  Zellen  $l^{-1}$ ) und stiegen auf bis zu 1000 Zellen  $l^{-1}$  im August/September, während, gleichzeitig die Werte in 0–8 m minimal waren (Mittelwerte 0–8 m:  $1060 \pm 712$  Zellen  $l^{-1}$ ; 8–20 m:  $421 \pm 307$  Zellen  $l^{-1}$ ).

*Peridinium inconspicuum* und *Glenodinium spec.* zeigten eine deutliche Präferenz für die obersten Wasserschichten (0–8 m), hier wurden Abundanzen von bis zu 4160 Zellen  $l^{-1}$  (im Mittel  $1247 \pm 961$  Zellen  $l^{-1}$ ) von *P. inconspicuum* und bis zu 8540 Zellen  $l^{-1}$  (im Mittel  $228 \pm 2187$  Zellen  $l^{-1}$ ) von *Glenodinium spec.* erreicht. In 8–20 m Tiefe traten dahingegen Maximalwerte von 885 Zellen  $l^{-1}$  (*Peridinium*) und 3820 Zellen  $l^{-1}$  (*Glenodinium*) auf. Die Mittelwerte der Abundanz betragen  $289 \pm 215$  Zellen  $l^{-1}$  bzw.  $864 \pm 707$  Zellen  $l^{-1}$ . In 50 m Tiefe traten beide Arten in Abundanzen von stets unter 20 Zellen  $l^{-1}$  auf. Während *Glenodinium* besonders zwischen Ende Mai und Ende September auftrat, war *P. inconspicuum* hauptsächlich von Anfang Juli bis Ende September zu finden.

Die Konzentrationen von *Amphidinium spec.* in 0–8 m und 8–20 m unterschieden sich nicht wesentlich voneinander, jene in 8–20 m folgten denen in 0–8 m mit einer Zeitverzögerung von wenigen Tagen. Insgesamt wurden Abundanzen von bis zu 18 277 Zellen  $l^{-1}$  gemessen (Mittelwert 0–8 m:  $6875 \pm 3749$  Zellen  $l^{-1}$ ; 8–20 m:  $5651 \pm 2710$  Zellen  $l^{-1}$ ). Die Art folgte der Gesamtentwicklung des Phytoplanktons: hohe Werte im Juni und Oktober/November bei minimalen Werten im August/September.

*Gymnodinium helveticum* trat in 8–20 m mit durchschnittlich  $318 \pm 91$  Zellen  $l^{-1}$  in Erscheinung, ohne hier einen saisonalen Trend zu zeigen. In 0–8 m war die Art bis Oktober mit meist weniger als 100 Zellen  $l^{-1}$  vertreten und erst im Herbst bildete sie einen Extremwert von knapp 1500 Zellen  $l^{-1}$  aus (Mittelwert 0–8 m:  $225 \pm 301$  Zellen  $l^{-1}$ ).

### 3.2.7 Chlorophyceae

Diese artenreiche Gruppe trat bei nur geringer Biomasse mit hohen Abundanzen in Erscheinung (vgl. Abb. 17 und 18). Mit Variationskoeffizienten von um 30 % (in 0–20 m und 0–100 m) war die Biomasseentwicklung sehr ausgeglichen.

In der ersten Hälfte der Untersuchung prägten kleine Formen wie *Monoraphidium contortum* und *Chlorella* (besonders April bis Juli), zwei *Scenedesmus*-Arten (besonders Mai bis Juni) und anschließend *Tetraedron minimum* (besonders Juni bis August) das Planktonbild. Von August bis Oktober hatte *Koliella longiseta* ihr Hauptvorkommen, diese hatte bereits im Juni/Juli ein erstes Nebenmaximum ausgebildet gehabt. *Scherffelia*

*spec.* trat besonders im September und November auf. Zwei *Ankistrodesmus*-Arten, *Elakatothrix genevensis* und *Chlamydomonas*, traten perennierend, ohne ausgeprägte Präferenz für eine bestimmte Zeit auf. Unter den koloniebildenden Formen war das Vorkommen von *Coelastrum reticulatum* deutlich auf den späten Herbst begrenzt, wohingegen *Pediastrum boreanum* und *Coenochloris spec.* im Sommer und eher sporadisch auftraten. *Scenedesmus quadricauda*, *Actinastrum hantzschii*, *Crucigenia tetrapedia* und *Characium spec.* lagen in verschiedenen Einzelfunden vor.

Durchschnittliche kumulierte Biomassen größer  $1 \text{ mg C m}^{-2}$  (0–100 m) erreichten nur *Chlorella spec.*, *Chlamydomonas spec.*, *Scherffelia spec.* und *Koliella longiseta*, die Maximalwerte dieser Arten lagen bei  $10 \text{ mg C m}^{-2}$ . Neben diesen Gruppen erreichten *Scenedesmus spec.*, *Crucigenia tetrapedia*, *Coelastrum reticulatum* und *Characium spec.*, deren Durchschnittswerte kleiner als  $1 \text{ mg C m}^{-2}$  waren, Maximalwerte im Bereich von  $1\text{--}5 \text{ mg C m}^{-2}$ . Bei den restlichen acht Arten waren auch die maximalen Biomassen, bezogen auf die gesamte Wassersäule, niemals größer als  $1 \text{ mg C m}^{-2}$ , entsprechen niedriger lagen die Werte in 0–20 m.

Bis Ende Juli trat *Chlorella spec.* mit Abundanzen von bis zu 140 Zellen  $ml^{-1}$  in den oberen 20 m in Erscheinung, ab Anfang August waren die Konzentrationen stets kleiner als 20 Zellen  $ml^{-1}$  (Durchschnittswerte 0–8 m  $29 \pm 29$  Zellen  $ml^{-1}$ , 8–20 m:  $38 \pm 38$  Zellen  $ml^{-1}$ , 50 m:  $7 \pm 11$  Zellen  $ml^{-1}$ ).

*Chlamydomonas spec.* zeigte eine zweigipflige Entwicklung, von April bis Ende Juli waren die Zellzahlen in 8–20 m steigend (maximal 63 Zellen  $ml^{-1}$ ) und in 0–8 m starken Schwankungen unterworfen; im August durchlief die Art ein Minimum, und ab dieser Zeit überstiegen die Werte in 0–8 m jene in 8–20 m. Im Oktober wurden maximal 56 Zellen  $ml^{-1}$  in 0–8 m gemessen (Durchschnittswerte 0–8 m:  $24 \pm 15$  Zellen  $ml^{-1}$ ; 8–20 m:  $21 \pm 14$  Zellen  $ml^{-1}$ ; 50 m:  $1.4 \pm 0.6$  Zellen  $ml^{-1}$ ).

*Koliella longiseta* hatte ihren Entwicklungsschwerpunkt in der zweiten Jahreshälfte, ein Maximum von 32 Zellen  $ml^{-1}$  wurde am 16. September in 0–8 m und kurz darauf eines von 28 Zellen  $ml^{-1}$  in 8–20 m gemessen. In der ersten Jahreshälfte war ein Nebenmaximum (kleiner 20 Zellen  $ml^{-1}$ ) im Juni zu erkennen. Die Entwicklung in 8–20 m Tiefe folgte jener in 0–8 m mit einer geringen Zeitverzögerung (Durchschnittswerte 0–8 m:  $10 \pm 8$  Zellen  $ml^{-1}$ ; 8–20 m:  $8 \pm 6$  Zellen  $ml^{-1}$ ; 50 m:  $0.1 \pm 0.2$  Zellen  $ml^{-1}$ ).

*Scherffelia spec.* bevorzugte deutlich die obersten Wasserschichten: hier wurden bis zu 5000 Zellen  $l^{-1}$  bei einem Mittelwert von  $871 \pm 1297$  Zellen  $l^{-1}$  gemessen, in 8–20 m waren es nie mehr als 660 Zellen  $l^{-1}$  bei einem Mittelwert von  $299 \pm 216$  Zellen  $l^{-1}$ . In 50 m Tiefe waren die Abundanzen dagegen verschwindend gering,  $1.6 \pm 2.3$  Zellen  $l^{-1}$ . Vor Anfang September lagen die Abundanzen unter 650 Zellen  $l^{-1}$ , und erst im späten September und im November stiegen die Abundanzen.

Zwei verschieden große *Scenedesmus spec.* traten bevorzugt von April bis Ende Juli auf. Die kleinere der beiden war in dieser Zeit mit bis knapp 60 Zellen  $ml^{-1}$  (Anfang Juni) abundant, von Anfang August bis Mitte



Oktober waren es weniger als 5 Zellen ml<sup>-1</sup>, und gegen Jahresende war ein leichter Anstieg auf bis zu 18 Zellen ml<sup>-1</sup> zu beobachten. Die Unterschiede zwischen 0–8 m und 8–20 m waren sehr gering. Die größere Art war in 8–20 m mit bis zu 20 Zellen ml<sup>-1</sup> vertreten, in 0–8 m lagen maximal nur 11 Zellen ml<sup>-1</sup> vor. Ab Ende Juli waren es in 0–8 m und in 8–20 m stets weniger als 3 Zellen ml<sup>-1</sup>.

**Crucigenia tetrapedia** war beinahe ausschließlich im August in 50 m Tiefe zu finden, hier wurden dafür bis zu 34 Zellen ml<sup>-1</sup> gefunden.

**Coelastrum reticulatum** war in seinem Vorkommen weitestgehend auf die Monate Oktober und November beschränkt. In 0–8 m traten bis zu 10 Zellen ml<sup>-1</sup>, die in 424 Zellen l<sup>-1</sup> organisiert waren, in 8–20 m waren die Abundanzen etwa halb so groß.

**Elakathrix genevensis** war perennierend ohne ausgeprägte Maxima (Durchschnitt 0–8 m: 518±335 Zellen l<sup>-1</sup>; 8–20 m: 1270±471 Zellen l<sup>-1</sup>; 50 m: 44±77 Zellen l<sup>-1</sup>).

### 3.2.8 Zygnematophyceae

Die durchschnittliche Gesamtbio­masse dieser Klasse (vgl. Abb. 17 und 18) wurde zu vier Fünftel von einer kleinen **Cosmarium**-Art gestellt, welche besonders in der ersten Jahreshälfte auftrat. Zwischen Mitte Mai und Ende Juli trat diese Art zuerst in 8–20 m Tiefe (bis zu 9070 Zellen l<sup>-1</sup>) und anschließend in 0–8 m Tiefe (bis zu 3900 Zellen l<sup>-1</sup>) auf. In der zweiten Jahreshälfte lagen die Abundanzen zumeist weit unter 1000 Zellen l<sup>-1</sup>. Die beiden anderen Arten der Gattung (**C. depressum** und **C. margaritaceum**) traten perennierend in geringen Abundanzen (< 25 Zellen l<sup>-1</sup>) mit einer gewissen Präferenz für die 8–20-m-Tiefenschicht auf. Ähnliches gilt für die beiden Arten der Gattung **Staurastrum** (**S. cingulum** und **S. vestitum**), deren Abundanzen lagen in der ersten Jahreshälfte unter 10 Zellen l<sup>-1</sup> und später zwischen 10 und 20 Zellen l<sup>-1</sup>, wobei im Oktober einmal 55 Zellen l<sup>-1</sup> auftraten.

**Spirogyra**, soweit sie hier erfaßt wurde, trat in Abundanzen von bis zu 150 Zellen l<sup>-1</sup> zwischen April und Mitte Juli sowie bis zu 90 Zellen l<sup>-1</sup> zwischen Ende September und im Oktober auf.

### 3.2.9 Prasino- und Haptophyceae

Prasino- und Haptophyceae traten perennierend auf und erreichten maximale Biomassewerte in der zweiten Jahreshälfte (vgl. Abb. 17 und 18). Ihr gemeinsamer Biomasseanteil am Phytoplankton lag aber stets unter 2.5 % (bzw. unter 40 mg C m<sup>-2</sup> in 0–100 m). **Platymonas cordiformis** trat ab August mit Abundanzen bis zu 18 Zellen ml<sup>-1</sup> in Erscheinung, davor lagen die Abundanzen stets unter 5 Zellen ml<sup>-1</sup>. Hohe Werte wurden zuerst in 8–20 m und anschließend in 0–8 m erreicht. Auch die Abundanzen in 50 m Tiefe waren mit 2158±1067 Zellen l<sup>-1</sup> vergleichsweise hoch. **Chrysochromulina parva** bevorzugte die erste Jahreshälfte, bis zu 300 Zellen l<sup>-1</sup> traten im Mai auf, ab August waren es stets weniger als 50 Zellen l<sup>-1</sup>.

### 3.2.10 Anteile freißbarer Phytoplankter

In den Abbildungen 19 und 20 ist die Größenverteilung der Phytoplankter anhand der maximalen Zelldurchmesser (bzw. Koloniedurchmesser) dargestellt. Für viele herbivore Organismen wird die Freißbarkeit von Partikeln durch deren Maximalabmaße begrenzt. Werden die ingestiblen Abmaße nur in einer Dimension überschritten, besteht allerdings die Möglichkeit, solche Partikel in geeigneter Orientierung dennoch aufzunehmen. Die anhand der Maximalabmaße geschätzte Freißbarkeit stellt somit einen Minimalwert der Nahrungsressource dar.

Phytoplankter, deren effektiver Zelldurchmesser kleiner 5 µm war (vor allem **Synechococcus**, aber auch **Chlorella** und die kleinere **Scenedesmus**-Art u.a.), hatten im Untersuchungszeitraum einen sehr konstanten Anteil von 12–14 %. Partikelgrößen von 5–10 µm (**Stephanodiscus** u.a.) stellten ein Fünftel bis ein Sechstel der Phytoplankton-Biomasse und solche von 10–20 µm (**Cryptomonas marsonii**, **Rhodomonas lacustris**, **Cyclotella comta** u.a.) etwa ein Achtel. Erstere zeigten im Verlauf des Jahres eine leicht rückläufige, letztere eine steigende Tendenz. Noch geringfügiger waren die Änderungen in der Größenklasse 30–50 µm (**Cryptomonas erosa**, **Peridinium willei** u.a.), welche ein Zwanzig-

Tab. 20: Freißbarkeit des Phytoplanktons: Über die Zeitreihen von April bis Dezember, April bis Juli und August bis Dezember gewichtete Mittelwerte der prozentualen Biomasse-Anteile verschiedener effektiver Größenklassen (maximale Partikeldurchmesser in µm).

Länge (µm)	Tiefe (m)	Mw.±Stdabw. Vk. Min.–Max. Gesamtzeitraum n=32 (%)			Mw.±Std. Min.–Max. vor 1. August n=18 (%)		Mw.±Std. Min.–Max. nach 1. August n=14 (%)	
		Mw.±Stdabw.	Vk.	Min.–Max.	Mw.±Std.	Min.–Max.	Mw.±Std.	Min.–Max.
<2.5	100	12.6± 4.1	32.7	4.5–18.6	13.2±2.4	7.1–18.6	11.7±5.5	4.5–18.5
<2.5	20	13.5± 4.6	33.9	4.4–24.0	13.3±3.1	6.8–24.0	13.3±5.8	4.4–20.8
2.5–5	100	0.2± 0.2	93.0	.02– 0.7	0.3±0.2	0.05– 0.7	0.1±0.03	0.01– 0.2
2.5–5	20	0.2± 0.2	91.4	.02– 0.8	0.3±0.2	0.07– 0.8	0.1±0.03	0.02– 0.2
5–10	100	16.1± 6.3	39.4	9.0–30.6	20.0±5.9	9.0–30.6	12.2±3.5	9.1–22.5
5–10	20	15.2± 6.2	41.1	7.8–28.6	19.7±5.5	7.8–28.6	11.0±3.1	7.9–19.5
10–20	100	11.7± 2.8	24.2	8.0–16.2	9.2±8.3	8.0–11.2	14.2±1.8	9.4–16.2
10–20	20	11.7± 2.7	23.5	7.2–16.7	9.3±1.0	7.2–11.0	14.0±1.7	8.4–16.7
20–30	100	27.2±16.7	61.3	5.6–55.9	11.2±4.0	5.6–22.7	42.3±8.5	18.2–55.9
20–30	20	26.4±16.2	61.3	4.8–54.6	10.9±4.2	4.8–21.0	41.2±8.0	16.4–54.6
30–50	100	4.7± 1.7	36.8	2.0– 9.5	3.5±1.1	2.0– 7.8	5.6±1.3	4.4– 9.5
30–50	20	5.8± 2.5	43.2	2.5–14.2	4.6±1.5	2.5– 9.8	6.5±2.3	5.1–14.2
>50	100	27.5±15.5	56.5	5.1–50.9	42.5±4.8	33.1–50.9	13.9±8.1	5.1–26.2
>50	20	27.2±15.4	56.5	4.7–53.0	41.9±5.1	30.4–53.0	13.9±8.4	4.7–26.9

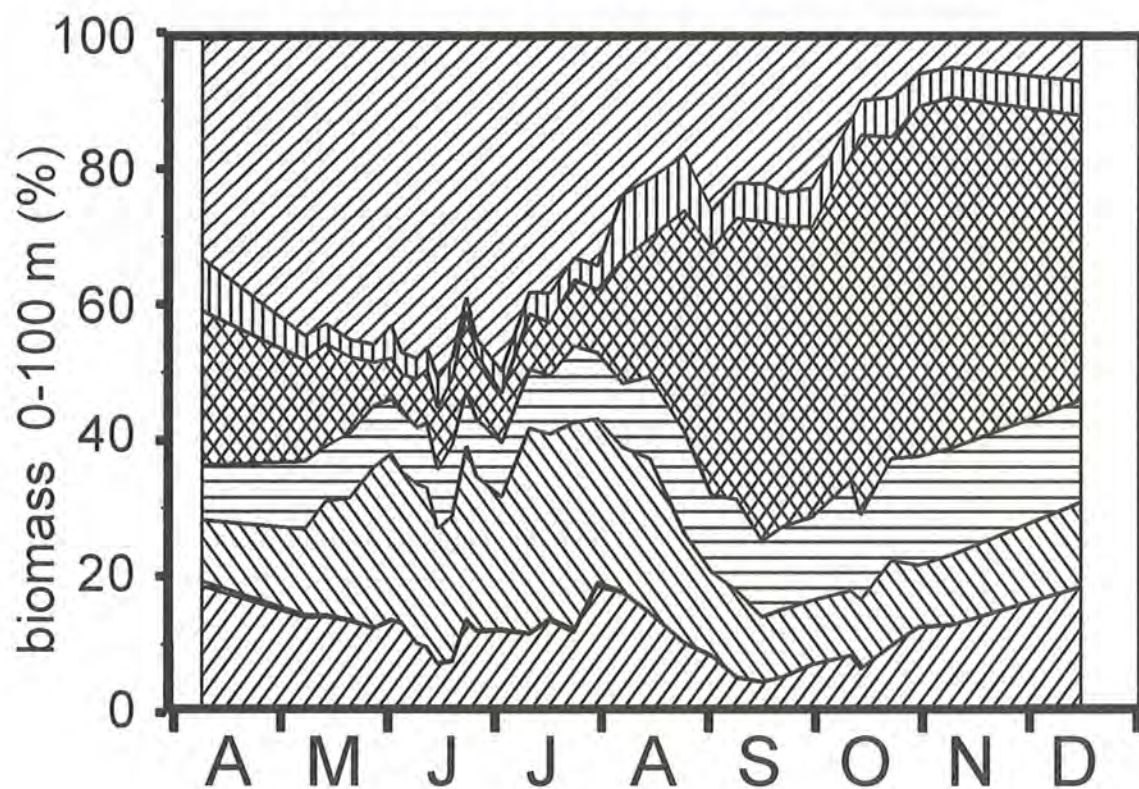
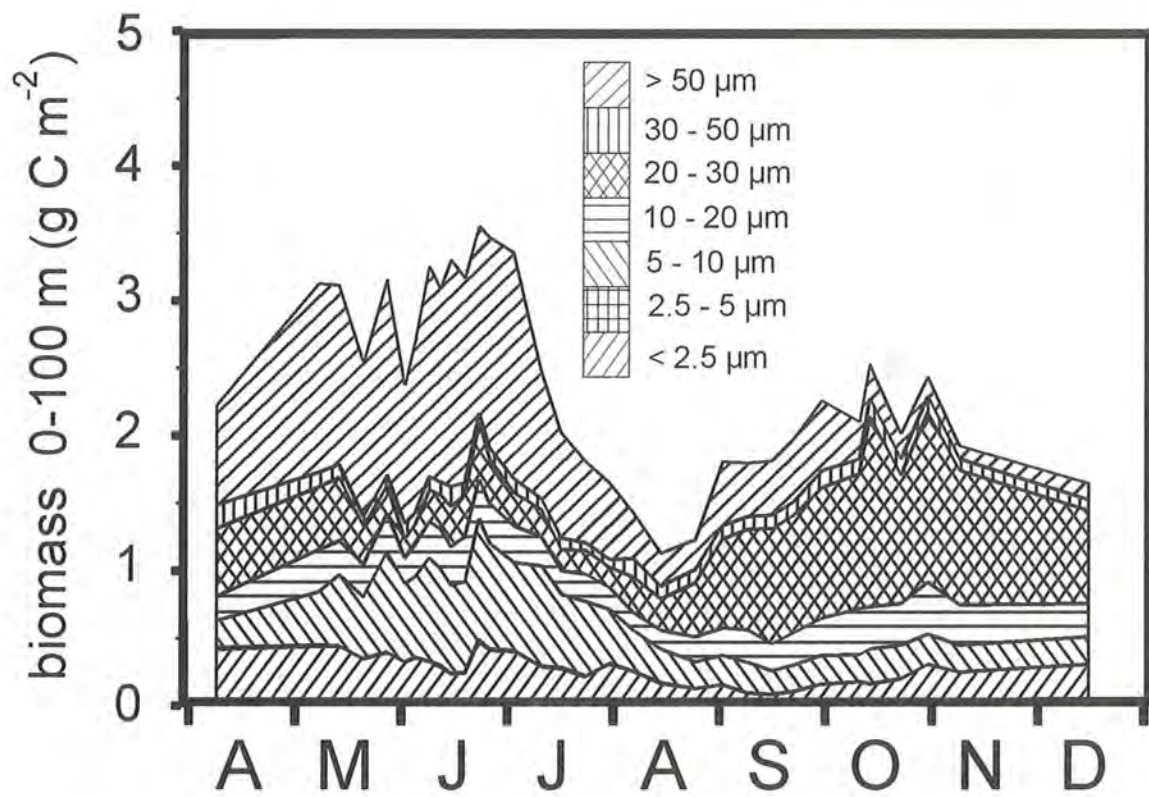


Abb. 19: Effektive Größenklassen des Phytoplanktons (Freßbarkeit; 0–100 m): Nach maximalen Zelldurchmessern unterteilte Biomasse (oben absolut in g C m<sup>-2</sup>; unten Anteile in %).



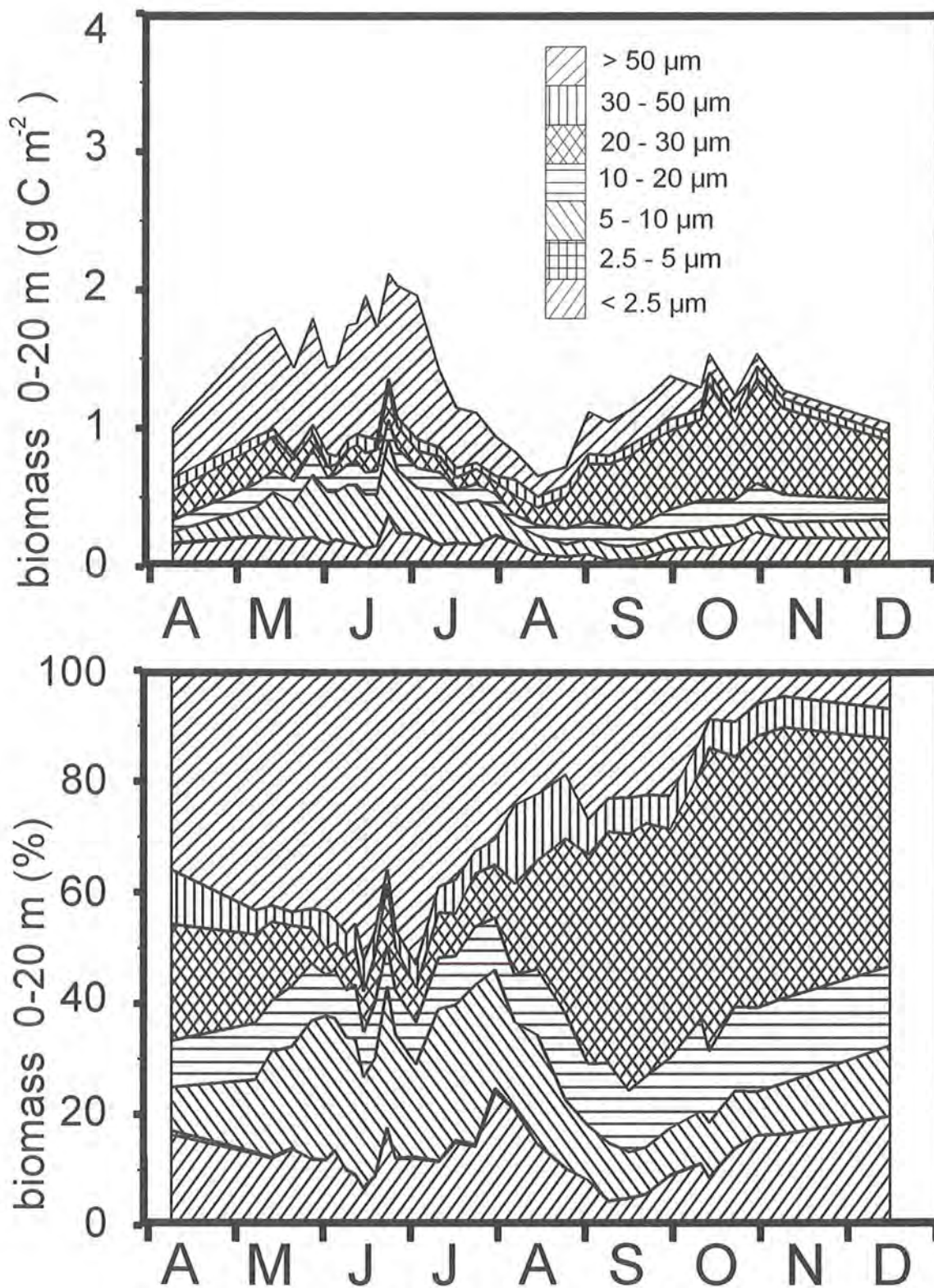


Abb. 20: Effektive Größenklassen des Phytoplanktons (Freßbarkeit; 0–20 m): Nach maximalen Zelldurchmessern unterteilte Biomasse (oben absolut in  $\text{g C m}^{-2}$ ; unten Anteile in %).



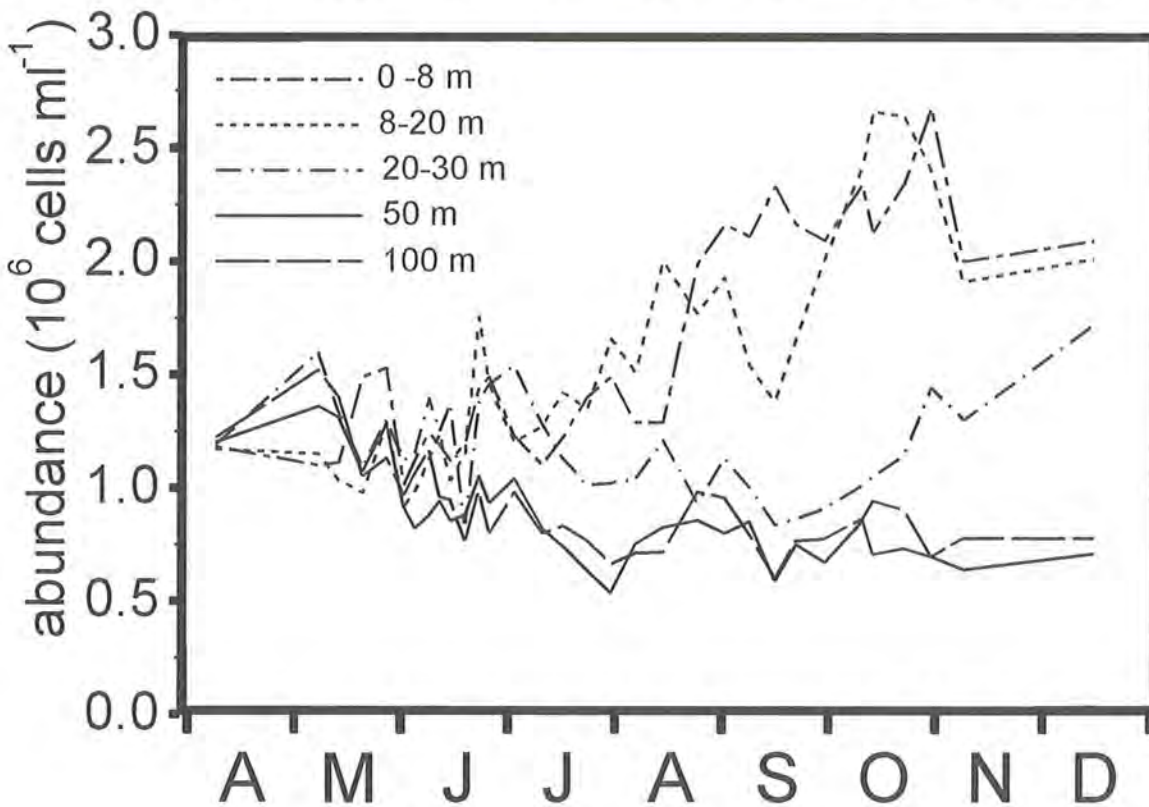
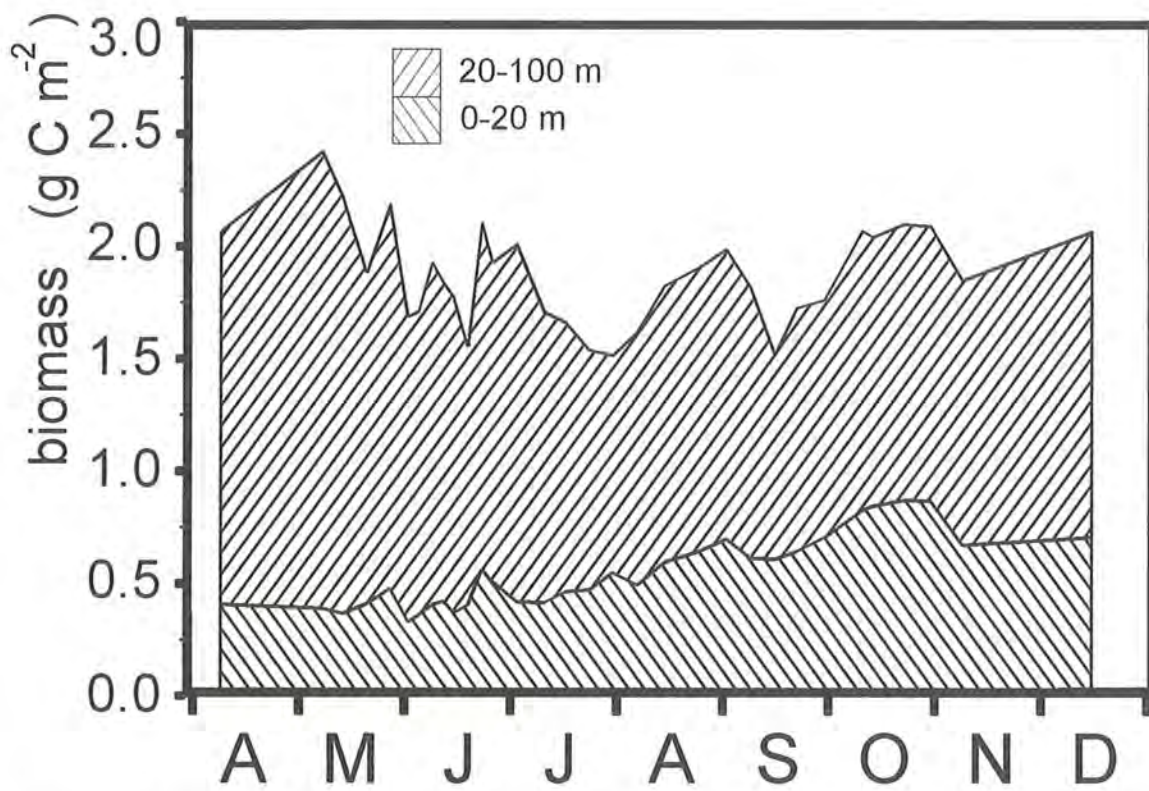


Abb. 21: Bakterien-Biomasse und -abundanz: Kumulierte Bakterien-Biomasse ( $\text{g C m}^{-2}$ ; oben); unten: Bakterienabundanzen ( $10^6$  Zellen  $\text{ml}^{-1}$ ) in verschiedenen Tiefen.

stel zur Gesamtbio­masse des Phytoplanktons be­itrag. Auffällig war die im Untersuchungszeitraum stattfindende Verschiebung des Anteils der Größen­klasse >50 µm zu­gunsten der Größen­klasse 20–30 µm. Bis Ende Juli hatten Phytoplankter über 50 µm (besonders **Uroglena americana** Kolonien, aber auch solche von **Coelastrum reticulatum** und die nicht aggregierenden **Synedra acus** und **S. acus angustissimus** u.a.) einen Anteil von etwas über 40 %, in der zweiten Hälfte des Untersuchungszeitraums fiel dieser Anteil auf knapp 15 %. Gleich­zeitig stieg der Anteil der Partikel von 20–30 µm Durchmesser (vor allem **Cyclotella bodanica** u.a.) von knapp 12 % auf etwas mehr als 40 %.

### 3.3 Bakterien, Abundanz und Biomasse

Die Bakterienabundanz­en bewegten sich zwischen 0.5 und  $2.7 \times 10^6$  Zellen  $\text{ml}^{-1}$  (vgl. Tab. 21 und Abb. 21). Zur Oberfläche hin nahmen die Werte zu und lagen in den obersten 20 m der Wassersäule im Durchschnitt beinahe doppelt so hoch wie im Tiefenbereich unterhalb von 50 m. Die Variationskoeffizienten der Bakterienabundanz­en von 20–30 % zeigten für die Zeitreihe von April bis Dezember eine recht konstante Bakterienkonzentration. Während in 50 m und 100 m Tiefe über den Untersuchungszeitraum eine leichte Abnahme der Abundanz­en (von knapp über  $1.0 \times 10^6$  Zellen  $\text{ml}^{-1}$  vor August auf Werte etwas unter  $1.0 \times 10^6$  Zellen  $\text{ml}^{-1}$  ab August) zu beobachten war, stiegen die Zellzahlen in 0–20 m im Spätsommer und Herbst deutlich an. In der zweiten Untersuchungshälfte (August bis Dezember) waren die Abundanz­en der obersten 20 m beinahe doppelt so hoch wie im Zeitraum von April bis Juli. Gleich­zeitig unter­schieden sich die Abundanz­en in 0–8 m und 8–20 m Tiefe im Spätsommer und Herbst von denen in 50 m und 100 m Tiefe, in der Zeit von April bis Juni/Juli war dies weitgehend nicht der Fall gewesen. Bis in die beginnende Sommerstagnation hinein waren die Bakterienzellzahlen in der gesamten Wassersäule nahezu identisch. Die Entwicklung der Bakterienzellzahlen in 20–30 m Tiefe stand intermediär zwischen den epi- und metalimnischen Werten (0–20 m) und den hypolimnischen (50–100 m). Bis Ende Juni stimmten die Konzentrationen in 20–30 m Tiefe mit denen in allen anderen Tiefenstufen überein. Dann nahmen sie, wenn auch in geringerem Maße als in 50 m und 100 m ab, um ab September bei zunehmender Durchmischungstiefe eine stetige Zunahme zu zeigen. Bezüglich der (über 0–20 m bzw. 0–100 m) kumulierten Bakterienabundanz und -biomasse wurde die spätsommerlich/herbstliche Zunahme der Abundanz­en in 0–20 m Tiefe durch die zwar geringere, aber einen größeren

Wasserkörper betreffende Abnahme im Hypolimnion vollständig kompensiert. Die über 0–100 m kumulierte Bakterien-Biomasse betrug in der Zeit von April bis Dezember durchschnittlich  $1954 \pm 253 \text{ mg C m}^{-2}$  (VK 12.9 %; Minimum-Maximum  $1514\text{--}2423 \text{ mg C m}^{-2}$ ). Die Mittelwerte für den Zeitraum von April bis Juli ( $1984 \pm 294 \text{ mg C m}^{-2}$ ; VK 14.8 %; Minimum-Maximum  $1514\text{--}2423 \text{ mg C m}^{-2}$ ) lagen, trotz der in der zweiten Jahreshälfte erfolgten Konzentrationszunahme in den obersten Wasserschichten, geringfügig über jenen für die Zeit von August bis Dezember ( $1929 \pm 194 \text{ mg C m}^{-2}$ ; VK 10.0 %; Minimum-Maximum  $1517\text{--}2098 \text{ mg C m}^{-2}$ ). In den obersten 20 m lag in der zweiten Jahreshälfte eine beinahe doppelt so hohe Bakterien-Biomasse vor wie im ersten Halbjahr: während von April bis Juli ein Mittelwert von  $423 \pm 52 \text{ mg C m}^{-2}$  (VK 12.3; Minimum-Maximum  $329\text{--}563 \text{ mg C m}^{-2}$ ) vorlag, waren es von August bis Dezember  $700 \pm 110 \text{ mg C m}^{-2}$  (VK 15.6 %; Minimum-Maximum  $490\text{--}869 \text{ mg C m}^{-2}$ ). Der Jahresmittelwert in der Schicht von 0–20 m betrug  $571 \pm 160 \text{ mg C m}^{-2}$  (VK 28.0 %; Minimum-Maximum  $329\text{--}869 \text{ mg C m}^{-2}$ ).

### 3.4 Heterotrophe Nanoflagellaten, Abundanz und Biomasse

Die mittlere Biomasse der heterotrophen Nanoflagellaten (HNF) war gleichmäßiger im Tiefenprofil verteilt als die vieler anderer Organismengruppen (vgl. Abb. 22 bis 25). Mit durchschnittlich  $139 \text{ mg C m}^{-2}$  lagen 40.4 % der in der gesamten Wassersäule (100 m) vorhandenen HNF-Biomasse in den obersten 20 m vor. Gleichwohl nahm die HNF-Abundanz mit steigender Tiefe ab, so lagen in den obersten 20 m durchschnittlich  $600\text{--}700$  Zellen  $\text{ml}^{-1}$  vor, in 20–30 m Tiefe wurden noch zwei Drittel, in 50 m und 100 m nur mehr ein Drittel dieser Abundanz­en gemessen (vgl. Tab. 18).

Im Jahresverlauf traten hohe Biomassewerte der HNF von April bis Mitte Mai und dann wieder ab Mitte September, also außerhalb der Stagnationsphase, auf. Bereits Anfang Mai wurde ein Maximum von  $834 \text{ mg C m}^{-2}$  für die gesamte Wassersäule gemessen, zu dieser Zeit lag in 0–20 m ein Nebenmaximum von  $268 \text{ mg C m}^{-2}$  vor. Das Maximum in dieser Wasserschicht wurde mit  $279 \text{ mg C m}^{-2}$  erst Ende Oktober erreicht, zu dieser Zeit lag dann in 0–100 m ein Nebenmaximum vor, das aber mit  $497 \text{ mg C m}^{-2}$  nicht an das Hauptmaximum im Frühjahr heranreichte.

Von Mitte Mai bis Ende September lagen in 0–20 m weniger als  $150 \text{ mg C m}^{-2}$  (weniger  $300 \text{ mg C m}^{-2}$  in 0–100 m), ab Anfang Juli weniger als  $100 \text{ mg C m}^{-2}$  (weniger als  $200 \text{ mg C m}^{-2}$  in 0–100 m) vor. Dieses ausgeprägte

Tab. 21: Bakterienabundanz­en: Zeitgewichtete Mittelwerte der Zeitreihen von April bis Dezember (n=32), von April bis Juli und von August bis Dezember. Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung ( $10^6$  Zellen  $\text{ml}^{-1}$ ), Variationskoeffizient (%), Minimum-Maximum ( $10^6$  Zellen  $\text{ml}^{-1}$ ).

Tiefe	Mw. $\pm$ Std.	VK	Min.–Max.	Mw. $\pm$ Std.	VK	Mw. $\pm$ Std.	VK
	April bis Dezember (n=32)			vor August (n=18)		ab August (n=14)	
0– 8 m	1.69 $\pm$ 0.50	29.4	1.01–2.68	1.24 $\pm$ 0.15	12.2	2.08 $\pm$ 0.36	17.5
8– 20 m	1.64 $\pm$ 0.48	29.2	0.92–2.66	1.22 $\pm$ 0.18	14.9	2.00 $\pm$ 0.38	18.9
20– 30 m	1.28 $\pm$ 0.28	22.1	0.84–1.72	1.31 $\pm$ 0.21	15.7	1.25 $\pm$ 0.36	29.2
50 m	0.88 $\pm$ 0.24	27.4	0.53–1.36	1.04 $\pm$ 0.25	23.5	0.74 $\pm$ 0.09	11.7
100 m	0.94 $\pm$ 0.26	27.5	0.60–1.52	1.10 $\pm$ 0.27	24.3	0.80 $\pm$ 0.11	13.3

„Sommerloch“ wurde vor allem durch die verringerte Abundanz der HNF vom Spumella- und der Katablepharis-Typ verursacht. Diese größeren Formen stellten im Mittel knapp die Hälfte (Spumella-Typ) bzw. über ein Drittel (Katablepharis-Typ) der HNF-Biomasse.

Im Gegensatz zur Biomasse wurde die Gesamtabundanz von den HNF < 5 µm geprägt. Diese stellten im Mittel drei Viertel der Gesamtabundanz, aber nur ein Sechstel der Biomasse. Mit Variationskoeffizienten von 45.4 % (0–20) bzw. 41.6 % (0–100) waren die HNF < 5 µm die konstanteste HNF-Gruppe, so war ein sommerlicher Rückgang der Gesamtabundanz nur in geringem Maße festzustellen. Die mittleren Abundanzen in der euphotischen Zone

lagen im Sommer mit 400–500 Zellen ml<sup>-1</sup> (200–300 Zellen ml<sup>-1</sup> in 0–100 m) nur wenig niedriger als im Frühjahr und Herbst, allerdings wurden auch hier Werte über 800 Zellen ml<sup>-1</sup> (über 400 Zellen ml<sup>-1</sup> in 0–100 m) zumeist nur im Mai und dann wieder ab Ende Oktober gemessen.

Auffällig war der beinahe vollständige Zusammenbruch der HNF-Gesellschaft Anfang August. In den oberen 20 m ging die Biomasse vom 31. Juli auf den 7. August um 90.1 % von 83 auf 8 mg C m<sup>-2</sup> zurück. In der gesamten Wassersäule war die Abnahme der HNF mit 73.6 % (von 172 auf 45 mg C m<sup>-2</sup>) zwar noch recht ausgeprägt, betrug aber zwischen 20 m und 100 m Tiefe lediglich 41.6 %.

Tab. 22: Abundanz heterotropher Nanoflagellaten (HNF): Zeitgewichtete Mittelwerte der Zeitreihe von April bis Dezember (n=32). Mittelwert ± Standardabweichung (Zellen ml<sup>-1</sup>), Minimum und Maximum (Zellen ml<sup>-1</sup>) und Variationskoeffizient (%).

HNF Abundanz	Tiefe (m)	Mw.±Std. (Zellen ml <sup>-1</sup> )	Min.–Max. (Zellen ml <sup>-1</sup> )	Vk. (%)
	0– 8	684±330	21–1290	48.2
	8– 20	600±264	69–1143	44.0
	20– 30	416±157	99– 703	37.8
	50	194±121	31– 463	62.2
	100	192±121	11– 479	63.0

Tab. 23: Flächenbezogene Biomasse heterotropher Nanoflagellaten (HNF): Zeitgewichtete Mittelwerte der Zeitreihe von April bis Dezember (n=32). Mittelwert ± Standardabweichung (mg C m<sup>-2</sup>), Variationskoeffizient (%) sowie Minimum-Maximum (mg C m<sup>-2</sup>). Prozentualer Anteil der Gruppe an der gesamten HNF-Biomasse: Mittelwert ± Standardabweichung (%), sowie maximale und minimale Anteile (%).

Gruppe	Tiefe (m)	mittlere HNF-Biomasse über die Zeitreihe			Biomasseanteile	
		Mw.±Stdabw. (mg C m <sup>-2</sup> )	Min.–Max. (mg C m <sup>-2</sup> )	Vk. (%)	Mw.±Stdabw. (%)	Min.–Max. (%)
HNF < 5 µm	0– 20	18.7± 8.5	1.7– 32.4	45.4	17.4±11.2	3.7–49.1
	0–100	48.2± 20.1	12.5– 82.0	41.6	16.9± 8.6	6.0–44.7
Choanoflagellaten	0– 20	0.9± 2.0	0.0– 8.3	228.3	2.3± 7.3	0.0–39.6
	0–100	1.9± 3.9	0.0– 16.4	210.8	1.0± 2.3	0.0–10.4
Spumella-Typ	0– 20	63.9± 40.2	3.7–154.4	63.0	44.3±12.9	18.0–71.6
	0–100	165.2±104.1	17.6–383.2	63.0	46.7± 8.8	31.3–69.9
Katablepharis-Typ	0– 20	55.4± 44.0	1.8–150.8	79.6	35.8±13.1	8.5–56.7
	0–100	129.0±101.5	10.4–368.5	78.7	35.3± 9.2	18.6–59.5
HNF > 15 µm	0– 20	0.2± 1.2	0.0– 6.1	668.0	0.1± 0.7	0.0– 3.5
	0–100	0.3± 1.1	0.0– 6.1	360.3	0.1± 0.4	0.0– 1.9
Summe	0– 20	139.1± 81.3	8.2–278.9	58.4	–	–
	0–100	344.6±211.6	45.3–833.7	61.4	–	–

Tab. 24: Mittlere Abundanz heterotropher Nanoflagellaten (HNF): Zeitgewichtete Mittelwerte der Zeitreihe von April bis Dezember (n=32). Mittelwert ± Standardabweichung (Zellen ml<sup>-1</sup>), Minimum und Maximum (Zellen ml<sup>-1</sup>) und Variationskoeffizient (%). Prozentualer Anteil der Gruppen an der gesamten HNF-Abundanz: Mittelwert ± Standardabweichung (%) sowie maximaler und minimaler Anteil (%).

Gruppe	Tiefe (m)	mittlere HNF-Abundanz über die Zeitreihe			Abundanzanteile	
		Mw.±Stdabw. (Zellen ml <sup>-1</sup> )	Min.–Max. (Zellen ml <sup>-1</sup> )	Vk. (%)	Mw.±Stdabw. (%)	Min.–Max. (%)
HNF < 5 µm	0– 20	468±213	42–810	45.4	73.0±20.3	41.5–93.0
	0–100	241±100	62–410	41.6	74.7± 9.6	50.2–94.0
Choanoflagellaten	0– 20	22± 51	0–208	228.3	4.4±11.3	0.0–56.1
	0–100	9± 19	0– 82	210.8	3.6± 8.0	0.0–33.8
Spumella-Typ	0– 20	100± 63	6–241	63.0	15.8± 7.9	2.0–37.0
	0–100	52± 33	5–120	63.0	15.6± 6.4	4.8–30.7
Katablepharis-Typ	0– 20	43± 34	1–118	79.6	6.8± 4.5	0.4–18.2
	0–100	20± 16	2– 58	78.7	6.1± 3.4	1.2–16.4
HNF > 15 µm	0– 20	0.05±0.22	0– 1.2	468.0	0.006± 0.03	0.0–0.14
	0–100	0.01±0.04	0– 0.2	360.3	0.003± 0.01	0.0–0.06
Summe	0– 20	634±266	50–959	42.1	–	–
	0–100	322±130	90–587	40.5	–	–



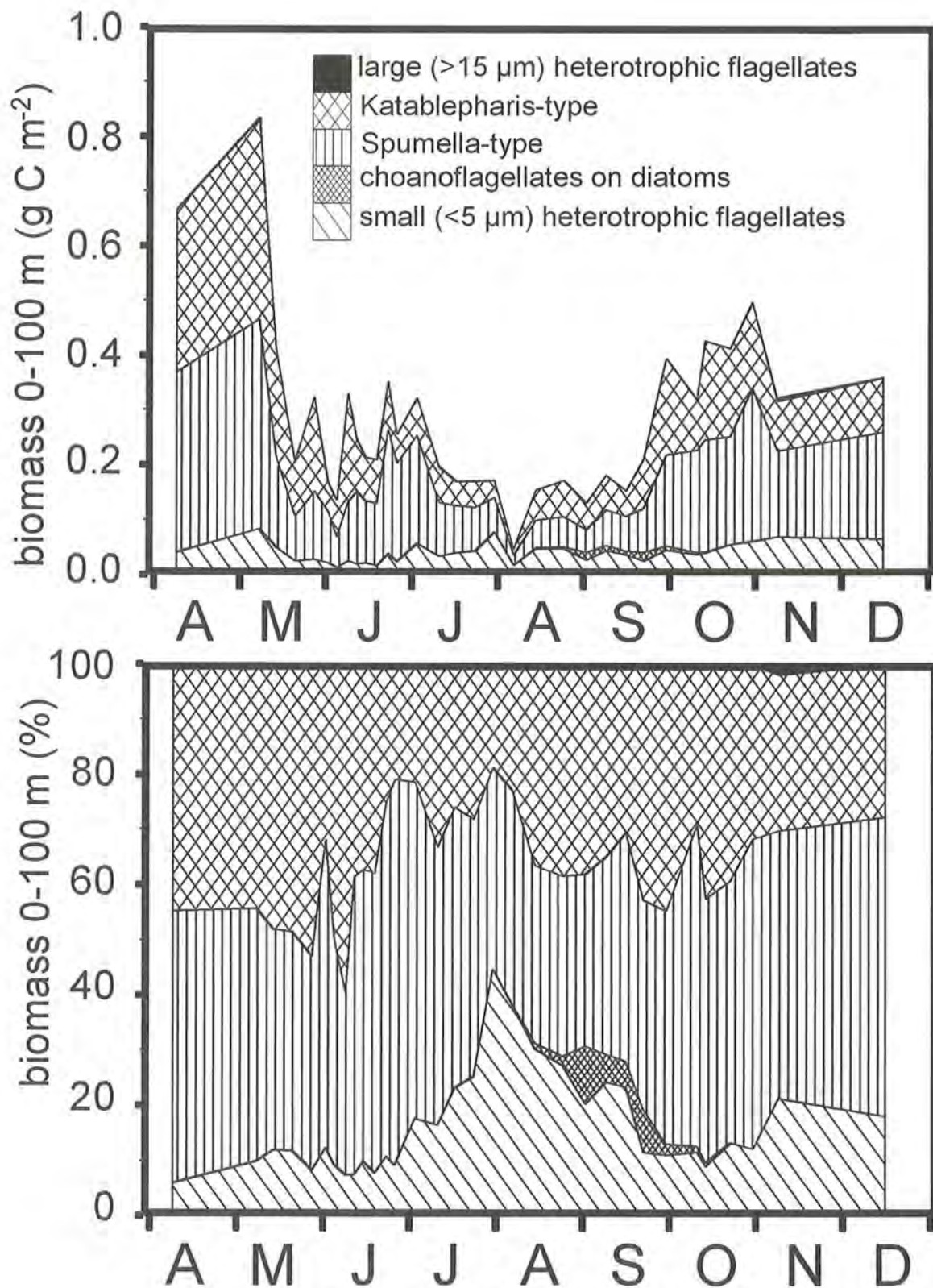


Abb. 22: Flächenbezogene Biomasse der heterotrophen Nanoflagellaten (HNF) 0–100 m: Absolute Biomassewerte (g C m<sup>-2</sup>; oben) und prozentuale Anteile einzelner Gruppen (%; unten).

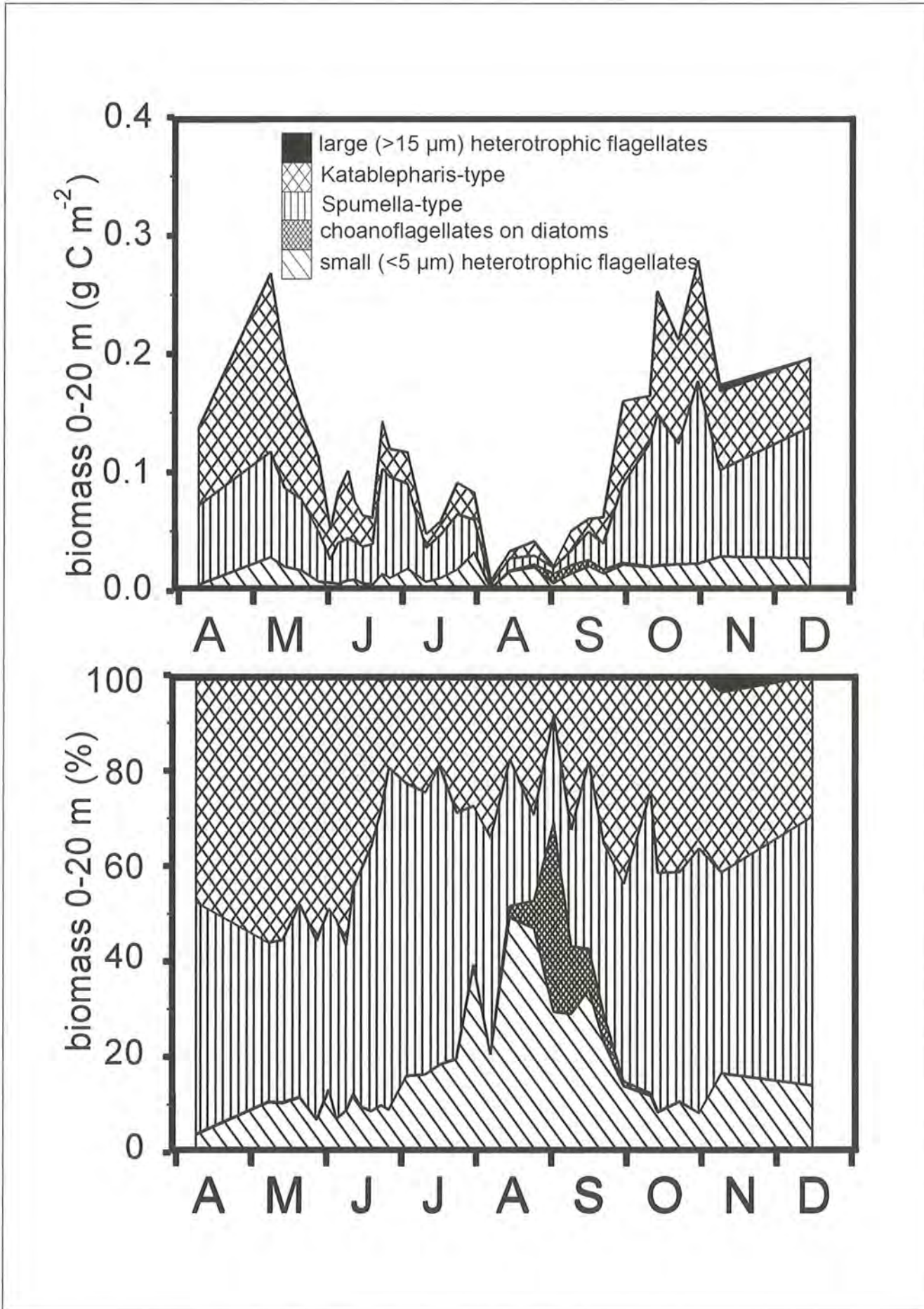


Abb. 23: Flächenbezogene Biomasse der heterotrophen Nanoflagellaten (HNF) 0–20 m: Absolute Biomassewerte (g C m<sup>-2</sup>; oben) und prozentuale Anteile einzelner Gruppen (%; unten).



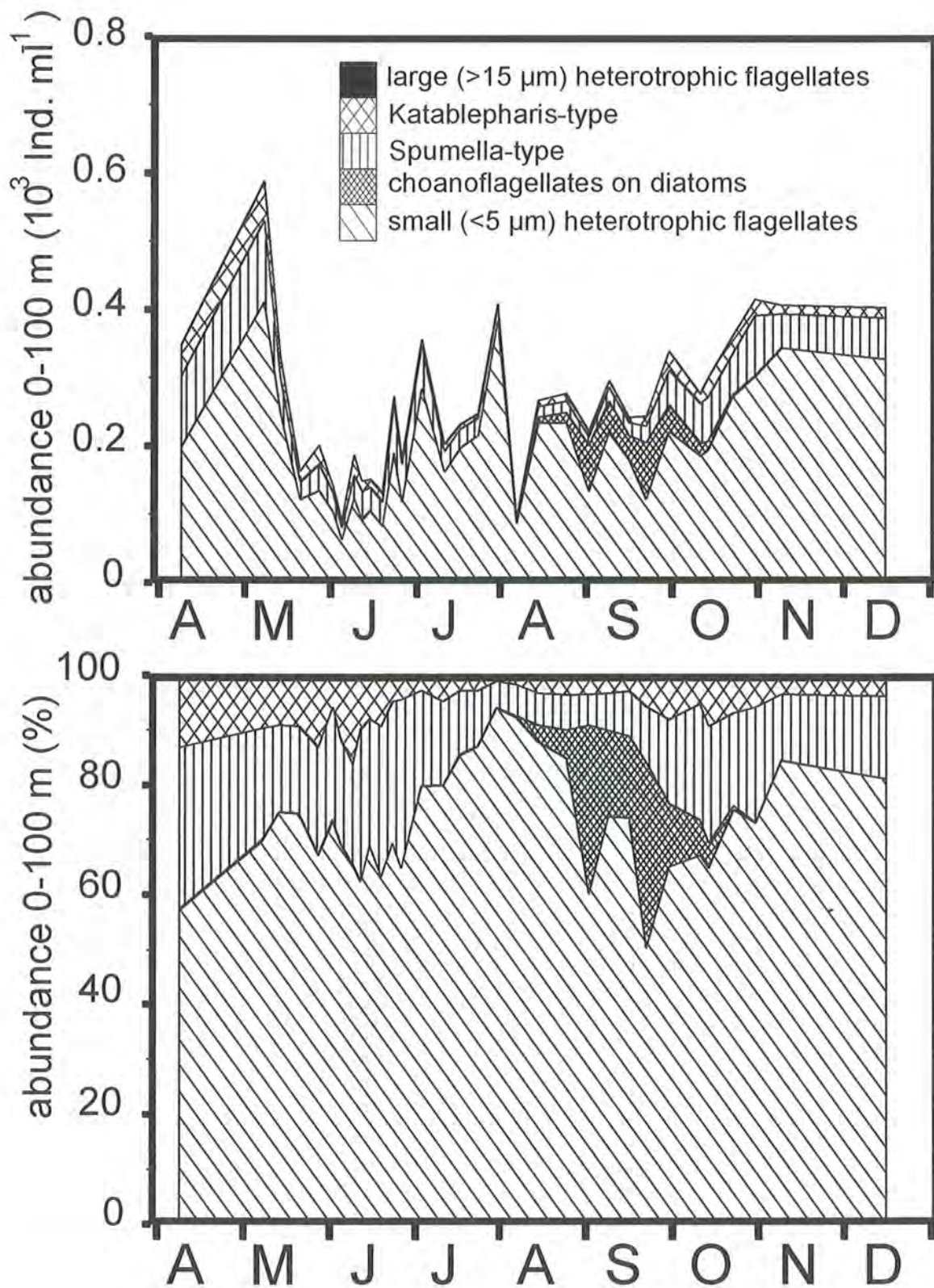


Abb. 24: Mittlere Abundanz heterotropher Nanoflagellaten (HNF) 0–100 m: Absolute Abundanzen ( $10^3$  Ind.  $ml^{-1}$ ; oben) und prozentuale Anteile einzelner Gruppen (%; unten).



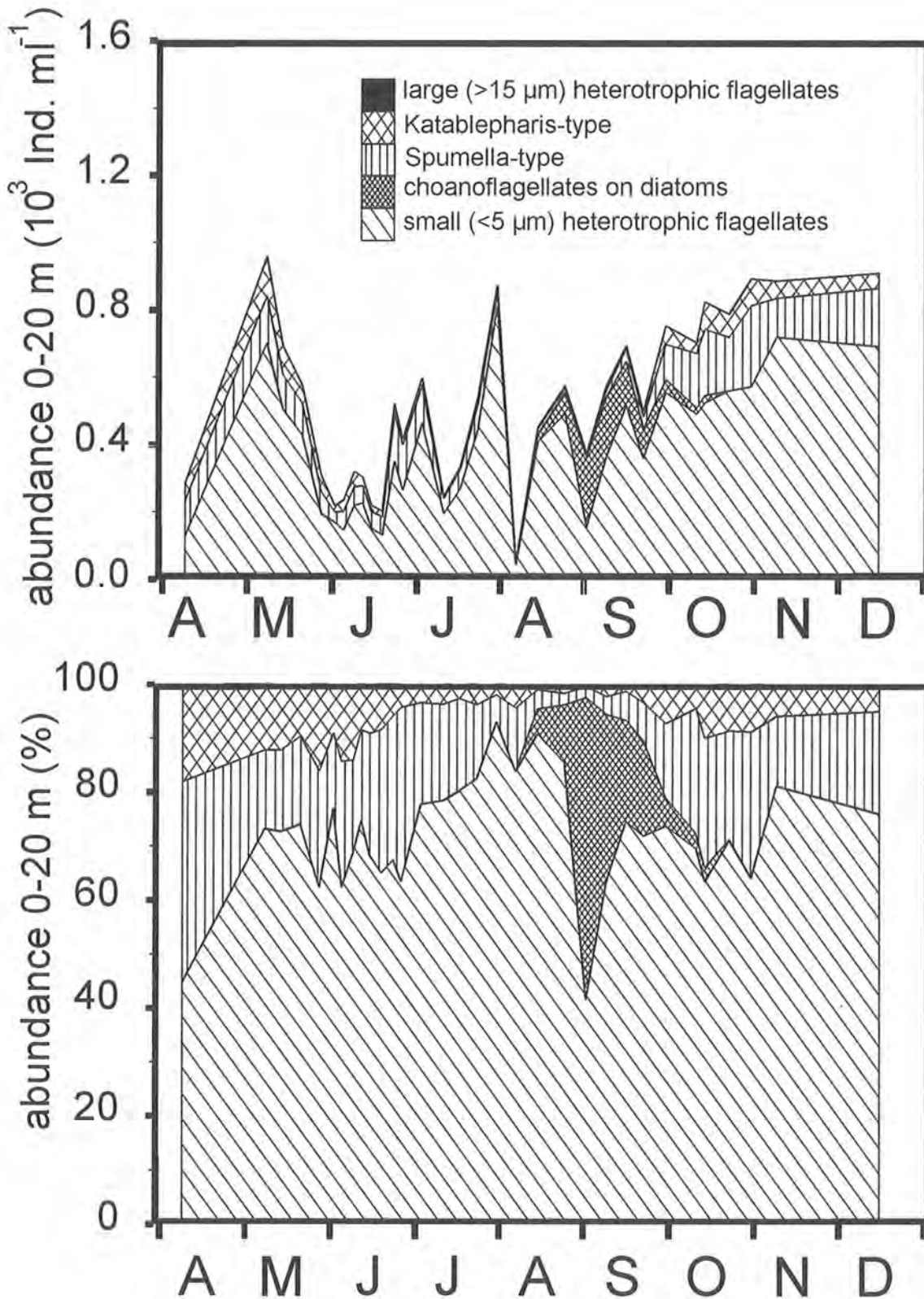


Abb. 25: Mittlere Abundanz heterotropher Nanoflagellaten (HNF) 0-20 m: Absolute Abundanzen ( $10^3$  Ind.  $ml^{-1}$ ; oben) und prozentuale Anteile einzelner Gruppen (%; unten).

Im Herbst traten Choanoflagellaten (vermutl. **Bikoseoka lacustris** und **Salpingoeca frequentissima** wie von SIEBECK, 1985 für den Königssee beschrieben) auf, die vor allem Diatomeen der Gattung **Asterionella** und bisweilen auch der Gattung **Fragilaria** besiedelten. Ab Mitte August traten sie, entsprechend der Diatomeenabundanz, gleichzeitig in 8–20 m und 20–30 m auf. Maximalwerte von knapp 350 Zellen  $\text{ml}^{-1}$  wurden zuerst in 8–20 m (am 2. September) und anschließend in 20–30 m (am 22. September) erreicht. Ab Mitte September waren Choanoflagellaten auch in 50 m Tiefe und ab Ende September in 100 m Tiefe abundant, hier erreichten sie Maximalwerte von 30 bzw. 10 Zellen  $\text{ml}^{-1}$ . Damit folgten die Choanoflagellaten der absinkenden **Asterionella**-Population und verschwanden Mitte Oktober zuerst in 8–20 m Tiefe und ab Ende Oktober in den tieferen Wasserschichten.

### 3.5 Ciliaten, Abundanz und Biomasse

In diesem Abschnitt wird zunächst auf die Ergebnisse der Größenvermessungen und der darauf basierenden Biomasseberechnungen der Ciliaten eingegangen. Im zweiten Teil wird die Entwicklung der Gesamtbiomasse der Ciliaten und im weiteren die Entwicklung einzelner systematischer Gruppen dargestellt.

#### 3.5.1 Größenvermessungen und Biomasseberechnung

In Abbildung 26 ist die Änderung des mittleren Körpergewichts (Standardabweichung und Differenz von Maximum und Minimum) für 15 der 17 Ciliatengruppen des Königssees über die Untersuchungszeit dargestellt. Tabelle 25 zeigt hierzu die Gesamtmittelwerte sowie die durchschnittliche Länge und Breite der Tiere. Keine der untersuchten Ciliatenarten zeigte im Untersuchungszeitraum eine auffällige Veränderung des mittleren Körpergewichts. Stärkere Schwankungen des Körpergewichts gingen meist mit geringen Abundanzen und erhöhter Fehlerwahrscheinlichkeit einher (z.B. **Epistylis/Vorticella** oder **Strobilidium cf. humile** jeweils im Oktober).

Das Individualgewicht des überwiegenden Teils der Individuen einer Gruppe war im unteren Bereich des Gesamtbereichs der auftretenden Werte angesiedelt. Wenige Tiere erreichten extreme Größen, bevor sich die Anzahl der kleineren Individuen durch Zellteilung (bei der offensichtlich eine Mindestgröße der Filialgeneration nicht unterschritten wurde) erhöhte, so daß eine solche linksschiefe Verteilung zustande kam.

#### 3.5.2 Gesamtbiomasse und -abundanz

Es wurden 17 Ciliatengruppen erfasst, die sich auf 12 Gattungen und 7 Ordnungen verteilten. Die Gesamtbiomasse aller Ciliaten ist in den Abbildungen 27 und 28 sowie Tabelle 26, die Gesamtabundanz in den Abbildungen 29 und 30 sowie Tabelle 27 dargestellt. Für die einzelnen Arten und Artgruppen finden sich die entsprechenden Angaben in den Abbildungen 31 bis 34 sowie

Tabellen 28 und 29. Von diesen traten acht Gruppen echt perennierend auf, fünf weitere fehlten – bei insgesamt geringer Abundanz – an wenigen Untersuchungstagen, und vier Gruppen traten sporadisch oder nur zu bestimmten Jahreszeiten in Erscheinung (vgl. Abschn. 3.5.3–3.5.7).

Die Gesamtbiomasse der Ciliaten war 1992 mit Variationskoeffizienten von einem Drittel in 0–20 m und einem Fünftel in der gesamten Wassersäule äußerst ausgeglichen. Auch der Wertebereich der Gesamtbiomasse unterschied sich nur um den Faktor eins vom Mittelwert (110.5 % in 0–20 m und 80.0 % in 0–100 m, vgl. Tab. 18). Durchschnittlich lag in den obersten 20 m eine mittlere Ciliaten-Biomasse von  $2.8 \pm 0.9 \mu\text{g C l}^{-1}$  vor. Ein Maximalwert von  $4.6 \mu\text{g C l}^{-1}$  wurde Mitte August, ein Minimalwert von  $1.5 \mu\text{g C l}^{-1}$  Anfang Juni erreicht. Im April und Mai sowie auch im November und Dezember lagen Ciliatenkonzentrationen in den obersten 20 m weitgehend unter  $2.5 \mu\text{g C l}^{-1}$ , so daß von einem schwach ausgeprägten Sommermaximum zwischen Juni und Oktober gesprochen werden kann. Dieser Trend war allerdings in der gesamten Wassersäule noch weitaus weniger prägnant als bei alleiniger Betrachtung der obersten 20 m. Die über 0–100 m kumulierte Biomasse erreichte ein Maximum von  $143 \text{ mg C m}^{-2}$  bereits Mitte Juli und wurde im November mit  $60 \text{ mg C m}^{-2}$  minimal. Knapp die Hälfte der Ciliaten-Biomasse in den obersten 20 m wurde von oligotrichen Arten gebildet, allein die Gattung **Strombidium** stellte hier im Mittel ein Drittel der Biomasse. An zweiter Stelle folgten die Prostomatida mit knapp 25 %. Die Ordnungen Haptorida und Hymenostomatida trugen im Mittel knapp ein Fünftel bzw. ein Zehntel zur Ciliaten-Biomasse der oberen 20 m bei. Peritriche Ciliaten wiesen lediglich während des Sommers Anteile von knapp 14 % auf. Die Ordnungen Suctorida und Scuticociliatida waren mit Anteilen von weniger als 1 % vernachlässigbar.

Die Zusammensetzung der über 0–100 m kumulierten Ciliaten-Biomasse unterschied sich nur in einem Punkt wesentlich von der der obersten 20 m: Der Anteil der Hymenostomatida war, größtenteils auf Kosten der Oligotrichida, auf beinahe ein Drittel erhöht.

In der 0–20-m-Schicht waren durchschnittlich drei Ciliaten pro Milliliter abundant, damit lagen die Werte um den Faktor drei über denen der gesamten Wassersäule (vgl. Tab. 27).

Über die Hälfte der mittleren Ciliaten-Abundanz der obersten 20 m wurde von Prostomatida bestritten. Annähernd die Hälfte der Gesamtabundanz stellte hierbei allein die Gattung **Balanion**. Jeder vierte Ciliat gehörte zur Ordnung Haptorida. Die bezüglich der Biomasse so dominante Ordnung Oligotrichida stellte nur 15 % der Ciliaten-Abundanz. Als vierte Gruppe folgte wie auch bei der Biomasse die Ordnung Hymenostomatida, diese trug knapp vier Prozent zur Abundanz in den obersten 20 m und neun Prozent zur Abundanz in der gesamten Wassersäule bei. Der – bei ansonsten gleichartiger Verteilung – erhöhte Anteil der Hymenostomatida in der gesamten Wassersäule ging wiederum in erster Linie zu Lasten der Oligotrichida, welche in 0–100 m nurmehr mit zwölf Prozent beteiligt waren.

Tab. 25: Mittlere Zellabmaße und Individualgewichte (Biomasse) der Ciliaten: LxB=Länge und Breite in  $\mu\text{m}$ , nicht korrigiert; BM=Individualgewicht in  $\text{pg C Ind.}^{-1}$ , mit Faktor  $f=1.4$  auf Lebendgewicht korrigiert (nach MÜLLER & GELLER, 1993). Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung aller zwischen April und Dezember erhobenen Daten.

Systematische Gruppe	Parameter	Mw. $\pm$ Std.	Minimum – Maximum
<b>Balanion cf. planctonicum</b> n=1919	LxB	14.5 $\pm$ 1.9 x 12.2 $\pm$ 1.9	8–19 x 7–18
	BM	184.7 $\pm$ 77.2	31.6–496.8
<b>Urotricha cf. furcata</b> n=667	LxB	21.7 $\pm$ 3.1 x 16.1 $\pm$ 2.6	15–32 x 9–25
	BM	482.7 $\pm$ 226.1	98.1–1613.9
<b>Urotricha cf. ovata</b> n=1970	LxB	38.8 $\pm$ 7.3 x 28.6 $\pm$ 5.1	23–81 x 17–63
	BM	2800 $\pm$ 1694.9	807.0–23060.3
<b>Askenasia spec. (klein)</b> n=3793	LxB	20.8 $\pm$ 2.2 x 19.5 $\pm$ 1.9	14–32 x 12–27
	BM	651.9 $\pm$ 191.0	162.7–1582.0
<b>Askenasia spec. (groß)</b> n=528	LxB	27.4 $\pm$ 3.6 x 25.7 $\pm$ 3.2	20–43 x 19–41
	BM	1533.4 $\pm$ 622.6	611.8–5833.0
<b>Solenophrya/Staurophrya</b> n=11	LxB	29.7 $\pm$ 4.9 x 28.4 $\pm$ 5.2	22–38 x 21–36
	BM	2085.1 $\pm$ 1020.4	854.1–3764.9
<b>Paracolpidium cf. truncatum</b> n=1205	LxB	56.5 $\pm$ 9.0 x 45.0 $\pm$ 7.9	30–90 x 22–72
	BM	4961.8 $\pm$ 2379.9	937.4–17778.9
<b>Chasmatostoma spec.</b> n=2867	LxB	42.4 $\pm$ 8.0 x 36.1 $\pm$ 6.7	29–88 x 22–73
	BM	2454.8 $\pm$ 1594.2	624.9–18921.3
<b>Cohnilembus spec.</b> n=152	LxB	60.4 $\pm$ 16.7 x 21.2 $\pm$ 5.8	24–99 x 12–38
	BM	2255.9 $\pm$ 1333.4	653.6–8389.8
<b>Epistylis/Vorticella</b> n=329	LxB	37.5 $\pm$ 4.0 x 35.1 $\pm$ 5.0	29–56 x 20–45
	BM	3845.4 $\pm$ 1249.9	1097.5–6717.8
<b>Halteria cf. grandinella</b> n=898	LxB	30.0 $\pm$ 3.5 x 25.9 $\pm$ 2.5	22–41 x 18–36
	BM	1192.2 $\pm$ 332.6	444.5–2980.6
<b>Halteria spec.</b> n=462	LxB	39.6 $\pm$ 6.2 x 36.2 $\pm$ 4.9	29–72 x 28–63
	BM	3226.8 $\pm$ 1565.0	1455.1–16574.6
<b>Strombidium cf. mirabile</b> n=2858	LxB	43.6 $\pm$ 8.3 x 34.3 $\pm$ 5.6	27–86 x 20–63
	BM	3131.3 $\pm$ 1907.7	742.4–17370.9
<b>Strobilidium cf. humile</b> n=573	LxB	15.6 $\pm$ 1.5 x 14.2 $\pm$ 1.3	11–20 x 11–19
	BM	190.2 $\pm$ 50.4	80.6–415.1
<b>Strobilidium spec.</b> n=420	LxB	28.0 $\pm$ 4.1 x 24.6 $\pm$ 2.7	17–47 x 19–36
	BM	1022.2 $\pm$ 368.8	429.7–3137.5
<b>Strobilidium cf. lacustris</b> n=295	LxB	51.3 $\pm$ 7.6 x 48.2 $\pm$ 5.8	36–80 x 36–63
	BM	7390.2 $\pm$ 2785.7	2928.3–16574.6
<b>Tintinnidium/Chodonella</b> n=12	LxB	45.4 $\pm$ 18.7 x 25.4 $\pm$ 5.4	23–81 x 17–36
	BM	2721.6 $\pm$ 2127.9	742.4–8052.8

Tab. 26: Flächenbezogene Ciliaten-Biomasse 0–20 m und 0–100 m Tiefe: Zeitgewichtete Mittelwerte der Zeitreihe von April bis Dezember (n=32). Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung ( $\text{mg C m}^{-2}$ ); Variationskoeffizient (%); Minimum-Maximum ( $\text{mg C m}^{-2}$ ) und Monat der minimalen und maximalen Biomasse, (-) wo diese nicht eindeutig waren. Prozentuale Anteile der Ordnungen an der gesamten Ciliaten-Biomasse, gewichteter Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung (%) sowie maximale und minimale Anteile (%).

Ordnung	mittlere Ciliaten-Biomasse über die Zeitreihe					Biomasseanteile	
	Tiefe (m)	Mw. $\pm$ Std. ( $\text{mg C m}^{-2}$ )	Vk (%)	Min.–Max. ( $\text{mg C m}^{-2}$ )	Min.–Max. (Monat)	MW $\pm$ Stdabw. (%)	Min.–Max. (%)
Prostomatida	0–20	13.0 $\pm$ 5.8	44.6	4.1– 34.6	Apr.–Jul.	23.8 $\pm$ 7.8	11.3–44.7
	0–100	23.1 $\pm$ 8.0	34.7	11.3– 47.1	Apr.–Jul.	22.6 $\pm$ 7.0	12.5–43.8
Haptorida	0–20	8.4 $\pm$ 4.5	52.8	1.5– 24.0	Apr.–Jun.	17.0 $\pm$ 10.2	3.1–43.1
	0–100	14.9 $\pm$ 8.7	58.2	2.4– 41.3	Apr.–Jun.	14.7 $\pm$ 7.8	3.2–33.3
Suctorida	0–20	0.0 $\pm$ 0.0	242.6	0– 0.1	(-)–Jun.	0.03 $\pm$ 0.06	0.0–0.24
	0–100	0.0 $\pm$ 0.1	244.5	0– 0.4	(-)–Jun.	0.03 $\pm$ 0.08	0.0–0.41
Hymenostomatida	0–20	6.4 $\pm$ 2.6	40.9	2.8– 12.5	Nov.–Jul.	11.6 $\pm$ 3.5	5.9–22.5
	0–100	28.1 $\pm$ 6.7	23.7	12.2– 42.6	Nov.–Mai	27.5 $\pm$ 5.0	18.4–40.6
Scuticociliatida	0–20	0.2 $\pm$ 0.2	95.1	0– 0.6	(-)–Sep.	0.32 $\pm$ 0.28	0.0– 0.8
	0–100	0.6 $\pm$ 0.7	123.0	0– 3.2	(-)–Jul.	0.55 $\pm$ 0.62	0.0– 2.7
Peritrichida	0–20	2.0 $\pm$ 3.8	190.2	0– 14.4	(-)–Jul.	3.1 $\pm$ 5.5	0.0–22.2
	0–100	2.4 $\pm$ 4.4	185.5	0– 16.6	(-)–Jul.	2.1 $\pm$ 3.5	0.0–13.6
Oligotrichida	0–20	25.9 $\pm$ 14.1	54.3	5.5– 57.7	Mai–Jun.	44.2 $\pm$ 14.1	12.9–74.4
	0–100	34.1 $\pm$ 15.4	45.2	10.3– 65.6	Mai–Sep.	32.5 $\pm$ 12.0	10.4–59.6
Summe	0–20	55.9 $\pm$ 17.7	31.6	29.3– 91.1	Jun.–Aug.	–	–
	0–100	103.2 $\pm$ 22.3	21.6	59.9–142.5	Nov.–Jul.	–	–



### 3.5.3 Prostomatida

Alle Arten der Ordnung Prostomatida traten perennierend auf. Von den beiden Gattungen der Ordnung war **Balanion** mit einer durchschnittlichen mittleren Kon-

zentration von 1569 Zellen  $l^{-1}$  die häufigere, erreichte aber mit durchschnittlich  $6 \text{ mg C m}^{-2}$  eine geringere Biomasse als **Urotricha** mit  $7 \text{ mg C m}^{-2}$ . Die zumeist algivoren Vertreter der Prostomatida zeigten eine starke

Tab. 27: Mittlere Abundanz der Ciliaten-Ordnungen in 0–20 m und 0–100 m Tiefe: Zeitgewichtete Mittelwerte der Zeitreihe von April bis Dezember (n=32). Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung (Ind.  $l^{-1}$ ), Minimum-Maximum (Ind.  $ml^{-1}$ ); Variationskoeffizient (%) sowie Monat minimaler und maximaler Abundanz, (-) wenn diese nicht eindeutig waren. Prozentuale Anteile der Ordnungen an der gesamten Ciliaten-Abundanz: gewichteter Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung (%) sowie maximaler und minimaler Anteil.

Ordnung	mittlere Ciliaten-Abundanz über die Zeitreihe					Biomasseanteile	
	Tiefe (m)	Mw. $\pm$ Std. (Ind. $l^{-1}$ )	Vk (%)	Min.-Max. (Ind. $l^{-1}$ )	Min.-Max. (Monat)	Mw. $\pm$ Std. (%)	Min.-Max. (%)
Prostomatida	0–20	1819 $\pm$ 1017	55.9	558–4829	Apr.–Sep.	56.1 $\pm$ 12.8	34.5–80.3
	0–100	578 $\pm$ 260	45.0	249–1212	Mai–Sep.	54.5 $\pm$ 11.7	35.8–80.1
Haptorida	0–20	632 $\pm$ 318	50.3	53–1616	Apr.–Jun.	24.1 $\pm$ 14.9	4.8–50.9
	0–100	223 $\pm$ 123	54.9	26–582	Apr.–Jun.	23.4 $\pm$ 13.1	5.3–46.7
Suctorida	0–20	0.27 $\pm$ 0.66	242.6	0–2.4	(-)–Jun.	0.01 $\pm$ 0.03	0.0–0.1
	0–100	0.13 $\pm$ 0.03	244.5	0–1.9	(-)–Jun.	0.02 $\pm$ 0.05	0.0–0.2
Hymenostomatida	0–20	105 $\pm$ 49	46.6	53–224	Jun.–Jul.	3.6 $\pm$ 1.5	1.5–8.2
	0–100	87 $\pm$ 24	27.8	38–140	Nov.–Jul.	9.0 $\pm$ 2.5	3.3–14.0
Scuticociliatida	0–20	4.0 $\pm$ 3.6	89.6	0–14	(-)–Jul.	0.1 $\pm$ 0.1	0.0–0.6
	0–100	2.5 $\pm$ 2.8	109.9	0–11	(-)–Jul.	0.2 $\pm$ 0.3	0.0–1.0
Peritrichida	0–20	27 $\pm$ 48	177.6	0–178	(-)–Jul.	0.9 $\pm$ 1.6	0.0–6.8
	0–100	6 $\pm$ 11	174.4	0–41	(-)–Jul.	0.6 $\pm$ 1.0	0.0–3.9
Oligotrichida	0–20	456 $\pm$ 259	56.8	87–986	Mai–Sep.	15.2 $\pm$ 7.4	3.1–38.4
	0–100	122 $\pm$ 62	50.7	36–259	Mai–Sep.	12.2 $\pm$ 5.5	2.9–28.7
Summe	0–20	3044 $\pm$ 1158	38.6	1117–6453	Apr.–Sep.	–	–
	0–100	1019 $\pm$ 299	29.4	471–1714	Apr.–Sep.	–	–

Tab. 28: Ciliaten, systematische Artenliste: Angegeben sind die zeitgewichteten Mittelwerte der flächenbezogenen Biomassewerte für die Zeitreihe von April bis Dezember (n=32). Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung, Variationskoeffizient (%) sowie Minimum-Maximum ( $\text{mg C m}^{-2}$ ) der gesamten Wassersäule (0–100 m) und der euphotischen Zone (0–20 m).

Systematische Gruppe	0–20 m			0–100 m		
	Mw. $\pm$ Std. ( $\text{mg C m}^{-2}$ )	Vk. (%)	Min.–Max. ( $\text{mg C m}^{-2}$ )	Mw. $\pm$ Std. ( $\text{mg C m}^{-2}$ )	Vk. (%)	Min.–Max. ( $\text{mg C m}^{-2}$ )
1. Kl. Kinetofragminophora						
1.1 Ordnung Prostomatida						
<b>Balanion cf. planctonicum</b>	5.7 $\pm$ 3.3	57.6	1.8–17.0	8.7 $\pm$ 4.2	48.2	3.1–20.8
<b>Urotricha cf. furcata</b>	1.4 $\pm$ 1.0	70.1	0.1–3.8	3.0 $\pm$ 2.3	76.8	0.3–8.6
<b>Urotricha cf. ovata</b>	5.9 $\pm$ 4.1	70.1	1.7–21.9	11.3 $\pm$ 6.8	60.5	3.0–29.2
1.2 Ordnung Haptorida						
<b>Askenasia spec. (klein)</b>	7.8 $\pm$ 3.8	49.4	0.4–18.0	13.8 $\pm$ 7.8	56.4	1.3–40.0
<b>Askenasia spec. (groß)</b>	0.7 $\pm$ 1.3	191.5	0.0–8.1	1.1 $\pm$ 1.9	166.7	0.0–12.9
1.3 Ordnung Suctorida						
<b>Solenophrya/Staurophrya</b>	0.01 $\pm$ 0.03	242.1	0.0–0.1	0.03 $\pm$ 0.07	244.0	0.0–0.4
2. Klasse Oligohymenophora						
2.1 Ord. Hymenostomatida						
<b>Paracolpidium cf. truncatum</b>	2.6 $\pm$ 1.4	52.6	0.6–6.2	13.6 $\pm$ 4.5	33.1	2.7–23.4
<b>Chasmastostoma spec.</b>	3.8 $\pm$ 1.9	50.6	1.6–10.0	14.6 $\pm$ 5.1	34.7	3.7–27.2
2.2 Ord. Scuticociliatida						
<b>Cohnilembus spec.</b>	0.2 $\pm$ 0.2	94.9	0.0–0.6	0.6 $\pm$ 0.7	122.8	0.0–3.2
2.3 Ordnung Peritrichida						
<b>Epistylis/Vorticella</b>	2.0 $\pm$ 3.8	189.8	0.0–14.4	2.4 $\pm$ 4.4	185.1	0.0–16.6
3. Klasse Polyhymenophora						
3.1 Ordnung Oligotrichida						
<b>Halteria cf. grandinella</b>	1.2 $\pm$ 1.2	98.7	0.1–4.1	1.6 $\pm$ 1.3	80.6	0.2–5.2
<b>Halteria spec.</b>	1.8 $\pm$ 2.2	121.5	0.0–10.3	3.1 $\pm$ 3.2	103.1	0.0–13.8
<b>Strombidium cf. mirabile</b>	19.8 $\pm$ 12.7	64.1	0.6–56.3	24.3 $\pm$ 14.6	59.8	1.0–59.8
<b>Strobilidium cf. humile</b>	0.08 $\pm$ 0.11	136.6	0.0–0.5	0.1 $\pm$ 0.2	121.8	0.0–0.8
<b>Strobilidium spec.</b>	0.4 $\pm$ 0.3	91.2	0.0–1.4	1.0 $\pm$ 0.9	96.2	0.0–4.1
<b>Strobilidium cf. lacustris</b>	2.6 $\pm$ 4.1	157.6	0.0–27.1	3.9 $\pm$ 5.0	125.4	0.0–31.1
<b>Tintinnidium/Chodonella</b>	0.04 $\pm$ 0.08	185.6	0.0–0.3	0.05 $\pm$ 0.09	183.8	0.0–0.3

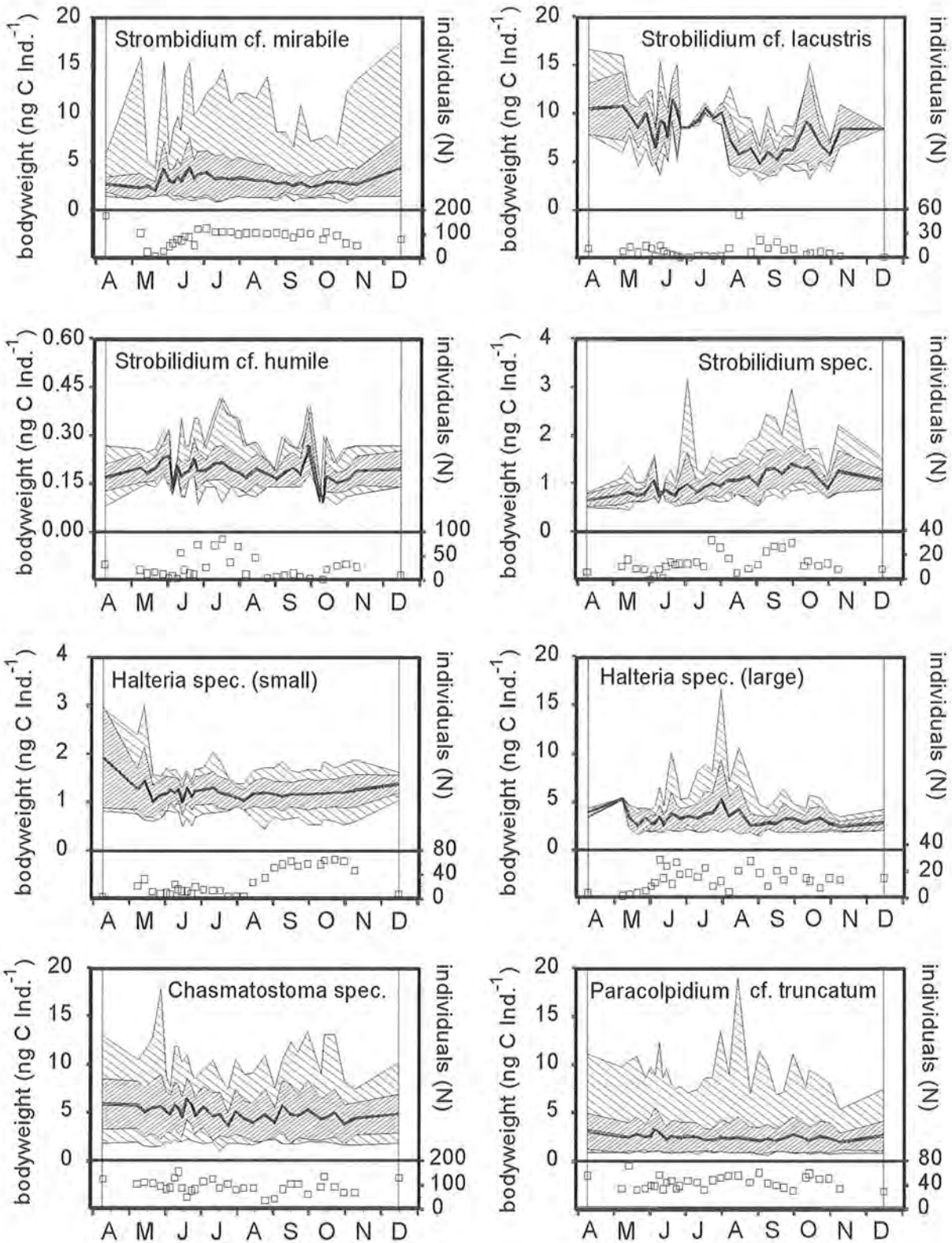


Abb. 26a: Individualgewicht der Ciliatengruppen ( $\text{ng C Ind.}^{-1}$ ) über die Zeit: Mittelwert (dicke Linie), Standardabweichung (enge Schraffur), Wertebereich (weite Schraffur) und Anzahl der vermessenen Tiere (N).

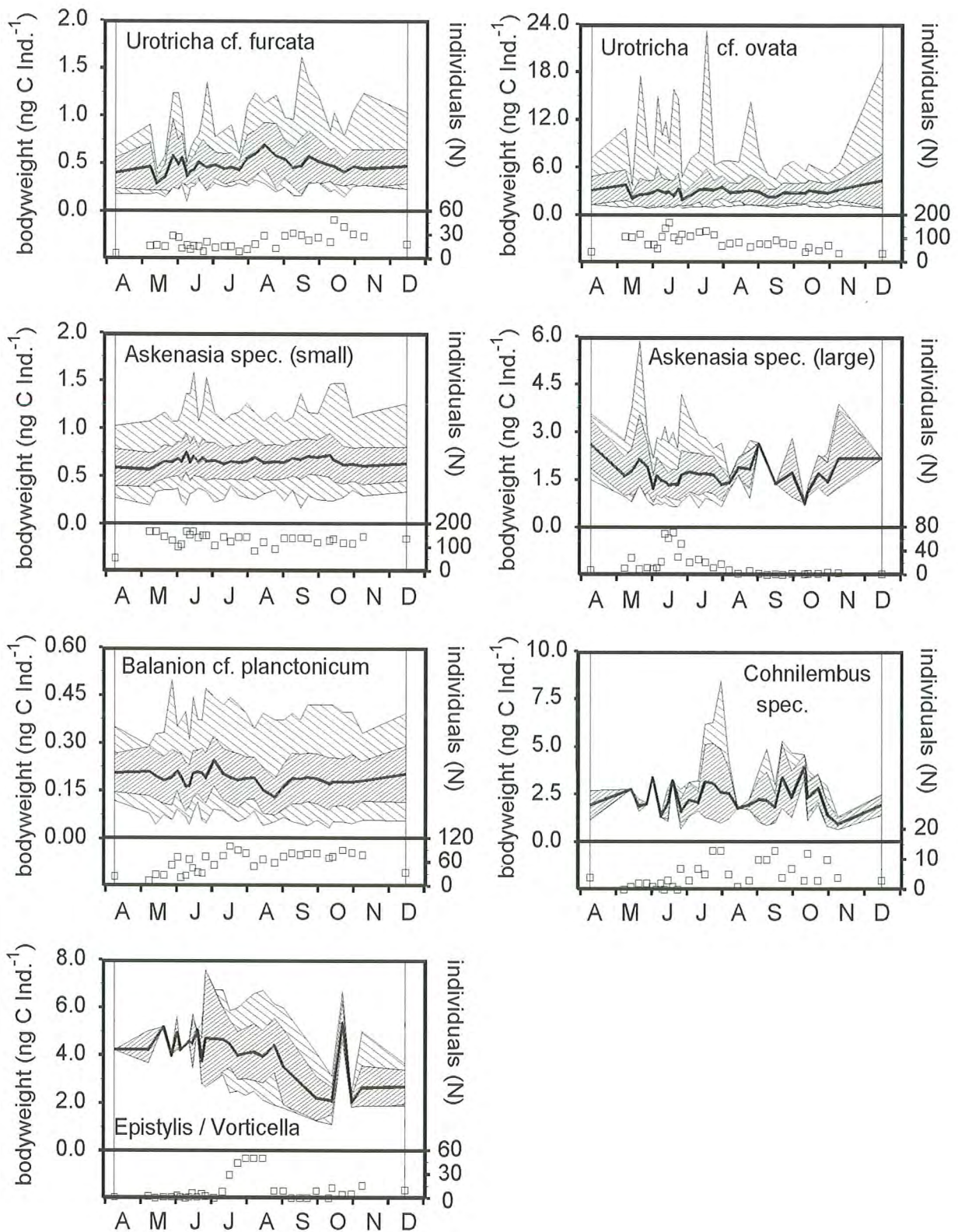


Abb. 26b: Individualgewicht der Ciliatengruppen (ng C Ind.<sup>-1</sup>) über die Zeit: Mittelwert (dicke Linie), Standardabweichung (enge Schraffur), Wertebereich (weite Schraffur) und Anzahl der vermessenen Tiere (N).



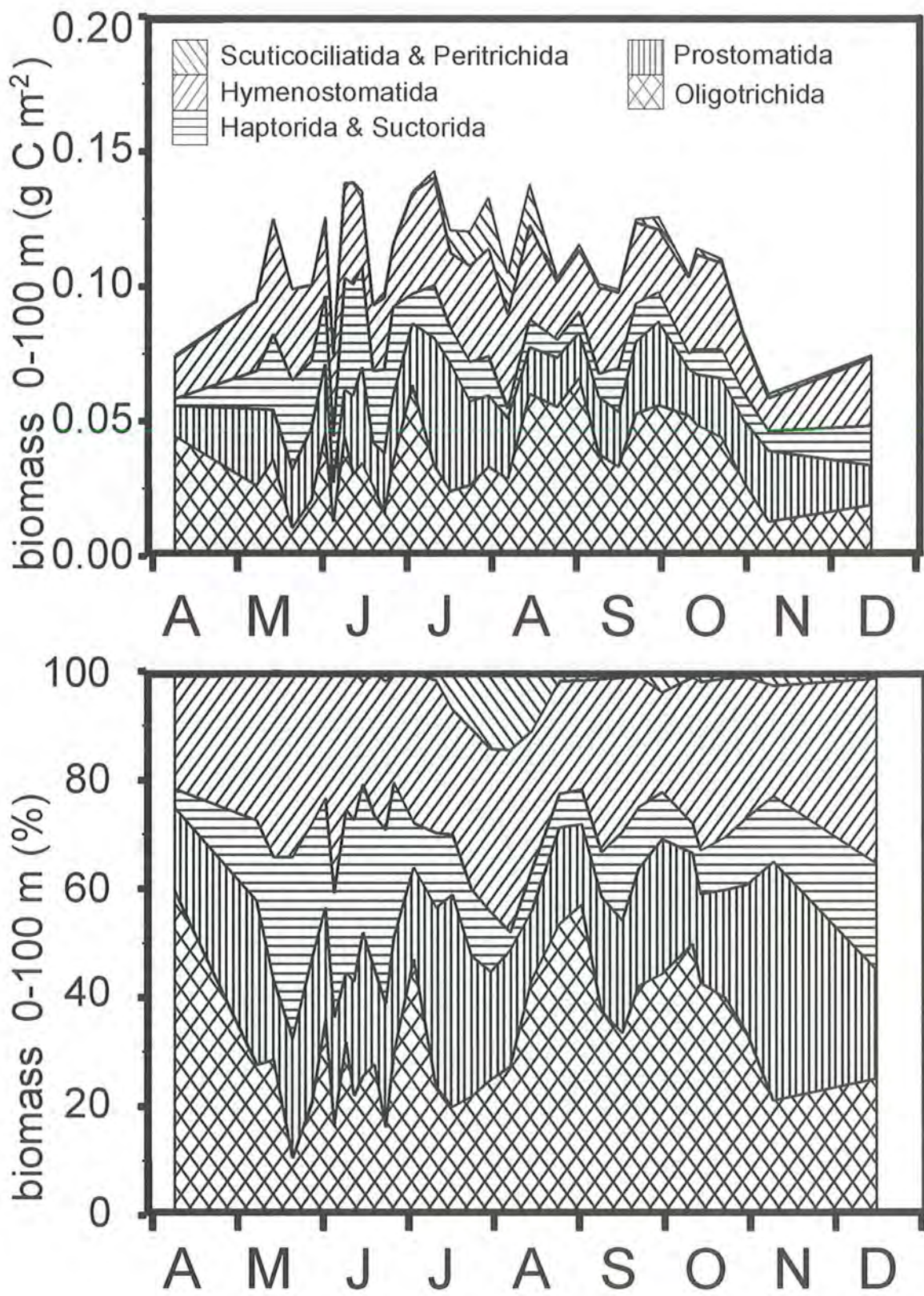
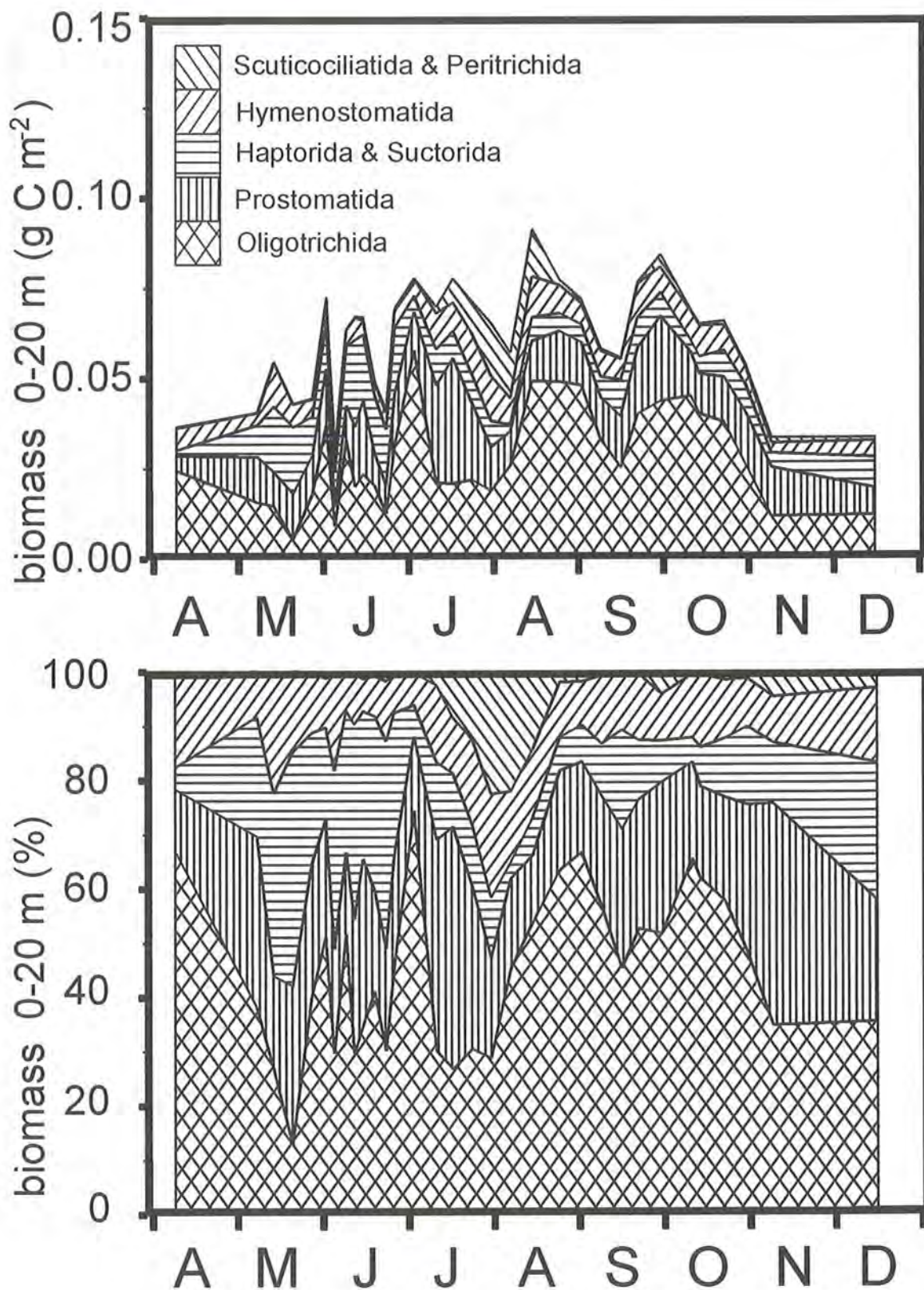


Abb. 27: Flächenbezogene Ciliaten-Biomasse 0–100 m: Absolute Biomasse ( $\text{g C m}^{-2}$ ; oben) und prozentuale Anteile der Klassen (%; unten). Je zwei im Königssee weniger bedeutsame Ordnungen der Klasse Kinetofragminophora (Haptorida und Suctorida) und der Klasse Oligohymenophora (Scuticociliatida und Peritrichida) wurden in der Graphik zusammengefaßt.





**Abb. 28:** Flächenbezogene Ciliaten-Biomasse 0–20 m: Absolute Biomasse ( $\text{g C m}^{-2}$ ; oben) und prozentuale Anteile der Klassen (%). Je zwei im Königssee weniger bedeutsame Ordnungen der Klasse Kinetofragminophora (Haptorida und Suctorida) und der Klasse Oligohymenophora (Scuticociliatida und Peritrichida) wurden in der Graphik zusammengefasst.

Präferenz für die oberen Wasserschichten: 63.1 % (**Balanion**) bzw. 52.1 % (**Urotricha**) der Gesamtabundanz in der Wassersäule lag in den obersten 20 m vor.

Die Abundanzen von **Balanion cf. planctonicum** lagen in 50 m und in 8–20 m Tiefe zumeist deutlich unter, in 0–8 aber über 2000 Zellen  $l^{-1}$  ( $194 \pm 158$  Zellen  $l^{-1}$  in 50 m,  $1054 \pm 703$  Zellen  $l^{-1}$  in 8–20 m und  $2341 \pm 2061$  Zellen  $l^{-1}$  in 0–8 m). In 8–20 m wurde nur im Juli ein relatives Maximum von knapp über 3000 Zellen  $l^{-1}$  gemessen und in 50 m war die Abundanz stets geringer als 800 Zellen  $l^{-1}$ . Ab August stiegen die Konzentrationen in der 0–8-m-Schicht, die bisher ebenfalls unter 2000 Zellen  $l^{-1}$  gelegen hatten, stark an, und Ende September wurde hier mit knapp 9000 Zellen  $l^{-1}$  ( $17 \text{ mg C m}^{-2}$  in 0–20 m) das Maximum dieser Art erreicht. Zu dieser Zeit stellte die Art 70.3 % der gesamten Ciliaten-Abundanz und 20.2 % der Ciliaten-Biomasse der obersten 20 m. Einen mit 25.0 % geringfügig höheren Biomasseanteil erreichte die Art nur noch einmal im November bei insgesamt rückläufiger Ciliaten-Biomasse.

**Urotricha cf. furcata** war mit stets weniger als 700 Zellen  $l^{-1}$  deutlich geringer abundant und zeigte auch nur eine schwach ausgeprägte Präferenz für die oberflächennahen Bereiche ( $181 \pm 138$  Zellen  $l^{-1}$  in 0–8 m,  $133 \pm 171$  Zellen  $l^{-1}$  in 8–20 m und  $97 \pm 100$  Zellen  $l^{-1}$  in 50 m). Ein Maximum von 664 Zellen  $l^{-1}$  wurde Mitte Juli in 8–20 m Tiefe gemessen, ohne daß die Art ein deutliches Jahresmaximum ausbildete.

Im Gegensatz dazu trat **Urotricha cf. ovata** bevorzugt in der 0–8-m-Schicht auf. Dort war sie mit durchschnittlich  $145 \pm 133$  Zellen  $l^{-1}$  vertreten, wohingegen in 8–20 m nur  $66 \pm 57$  Zellen  $l^{-1}$  und in 50 m nurmehr  $38 \pm 20$  Zellen  $l^{-1}$  vorlagen. Die Art zeigte eine leichte Bevorzugung der ersten Jahreshälfte, eine Maximalkonzentration von 700 Zellen  $l^{-1}$  trat Mitte Juli in 0–8 m Tiefe auf.

### 3.5.4 Oligotrichida

Bei einer mittleren Konzentration von  $456 \pm 259$  Zellen  $l^{-1}$  in den obersten 20 m traten die Oligotrichida in der Häufigkeit hinter die Haptorida zurück. Gleichwohl stellten sie mit durchschnittlich  $26 \text{ mg C m}^{-2}$  knapp 50 % der Ciliaten-Biomasse in den oberen 20 m. Zugleich waren sie mit sieben Arten auch die vielfältigste Gruppe.

**Strombidium cf. mirabile** zeigte eine stark ausgeprägte Vorliebe für die obersten Wasserschichten: 80.7 % und im Maximum bis zu 98.9 % der Gesamtabundanz dieser Art lagen in den obersten 20 m vor. Hier war die Art perennierend mit  $445 \pm 392$  Zellen  $l^{-1}$  (0–8 m) und  $896 \pm 88$  Zellen  $l^{-1}$  (8–20 m) vertreten. In 50 m Tiefe hingegen waren durchschnittlich nur  $4 \pm 5$  Zellen  $l^{-1}$  abundant, und häufig war hier kein Vertreter dieser Art zu finden. **Strombidium** trat vorwiegend von Juni bis Oktober auf, hohe Werte im April und Mai deuten aber auch auf eine ausgeprägte Winterpopulation hin. Ein Biomassemaximum von  $56 \text{ mg C m}^{-2}$  (0–20 m) erreichte die Art

Tab. 29: Abundanz der Ciliatenarten: Zeitgewichtete Mittelwerte der Zeitreihe von April bis Dezember ( $n=32$ ). Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung (Ind.  $l^{-1}$ ), Variationskoeffizient (%) sowie Minimum-Maximum (Ind.  $l^{-1}$ ).

Systematische Gruppe	0–20 m			0–100 m		
	Mw. $\pm$ Std. (Ind. $l^{-1}$ )	Vk. (%)	Min.–Max. (Ind. $l^{-1}$ )	Mw. $\pm$ Std. (Ind. $l^{-1}$ )	Vk. (%)	Min.–Max. (Ind. $l^{-1}$ )
1. Kl. Kinetofragminophora						
1.1 Ordnung Prostomatida						
<b>Balanion cf. planctonicum</b>	1569 $\pm$ 961	61.3	425–4535	476 $\pm$ 239	50.2	150–1109
<b>Urotricha cf. furcata</b>	152 $\pm$ 110	71.9	10– 434	65 $\pm$ 52	79.9	11– 195
<b>Urotricha cf. ovata</b>	98 $\pm$ 66	67.5	27– 345	37 $\pm$ 20	55.4	11– 97
1.2 Ordnung Haptorida						
<b>Askenasia spec.</b> (klein)	610 $\pm$ 299	49.1	32–1406	216 $\pm$ 117	54.0	22– 539
<b>Askenasia spec.</b> (groß)	22 $\pm$ 48	213.0	0– 306	7.3 $\pm$ 14	185.4	0– 97
1.3 Ordnung Suctorida						
<b>Solenophrya/Staurophrya</b>	0.3 $\pm$ 0.7	242.1	0– 2.4	0.1 $\pm$ 0.3	244.0	0– 1.9
2. Klasse Oligohymenophora						
2.1 Ord. Hymenostomatida						
<b>Paracolpidium cf. truncatum</b>	27 $\pm$ 16	58.5	6– 68	28 $\pm$ 9.2	33.3	5– 47
<b>Chasmatostoma spec.</b>	78 $\pm$ 41	52.9	27– 202	60 $\pm$ 22	36.8	19– 112
2.2 Ord. Scuticociliatida						
<b>Cohnilembus spec.</b>	4.0 $\pm$ 3.6	89.5	0– 14	2.5 $\pm$ 2.8	109.7	0– 11
2.3 Ordnung Peritrichida						
<b>Epistylis/Vorticella</b>	27 $\pm$ 47	177.2	0– 178	6.3 $\pm$ 11	174.0	0– 41
3. Klasse Polyhymenophora						
3.1 Ordnung Oligotrichida						
<b>Halteria cf. grandinella</b>	49 $\pm$ 50	101.8	5– 178	13 $\pm$ 11	83.3	2– 44
<b>Halteria spec.</b>	22 $\pm$ 13	60.0	0– 59	6.4 $\pm$ 4.6	72.5	1– 24
<b>Strombidium cf. mirabile</b>	330 $\pm$ 218	66.2	14–7544	81 $\pm$ 51	63.9	5– 203
<b>Strobilidium cf. humile</b>	20 $\pm$ 26	127.9	0– 114	7.6 $\pm$ 8.6	113.1	1– 39
<b>Strobilidium spec.</b>	17 $\pm$ 14	82.3	0– 66	9.0 $\pm$ 7.4	81.6	0– 30
<b>Strobilidium cf. lacustris</b>	17 $\pm$ 28	164.5	0– 176	4.9 $\pm$ 6.4	131.5	0– 40
<b>Tintinnidium/Chodonella</b>	0.8 $\pm$ 1.4	185.6	0– 5	0.2 $\pm$ 0.3	183.8	0– 1



Anfang Juli bei einer mittleren Abundanz von knapp 750 Zellen  $l^{-1}$  (1040 Zellen  $l^{-1}$  in 0–8 m und 512 Zellen  $l^{-1}$  in 8–20 m). Ende August wurden in den obersten 20 m noch einmal Biomassewerte von 45 mg C  $m^{-2}$  und Mitte Oktober von 39 mg C  $m^{-2}$  erreicht. Während im August die Abundanzen in 0–8 m und 8–20 m annähernd gleich waren, wurde das relative Maximum im Oktober durch die jahresmaximale Konzentration der Art von 1640 Zellen  $l^{-1}$  in 0–8 m getragen.

Die Gattung **Strobilidium** war durch drei Arten von sehr unterschiedlicher Größe vertreten. Bei einer durchschnittlichen Biomasse von  $3 \pm 4$  mg C  $m^{-2}$  war diese Gattung in der Schicht 0–20 m mit einer mittleren Konzentration von  $54 \pm 38$  Zellen  $l^{-1}$  vertreten und stellte damit im Jahresdurchschnitt 5.1 % ( $\pm 4.8$  %) der Ciliaten-Biomasse. **Strobilidium cf. humile** trat bevorzugt von Mitte Mai bis Mitte August in den obersten 20 m auf. Hier war es in dieser Zeit mit durchschnittlich 30–40 Zellen  $l^{-1}$  vertreten ( $23 \pm 30$  Zellen  $l^{-1}$  in 0–8 m,  $18 \pm 36$  Zellen  $l^{-1}$  in 8–20 m und  $8 \pm 6$  Zellen  $l^{-1}$  in 50 m). Aufgrund ihrer geringen Größe stellte die Art jedoch nie mehr als 0.5 mg C  $m^{-2}$  (0–20 m), ihr Biomasseanteil lag stets unter 1 %. **Strobilidium spec.** erreichte vor allem zwischen Mitte Juli und Mitte Oktober höhere Werte. Diese Art bevorzugte tiefere Wasserschichten ( $7 \pm 7$  Zellen  $l^{-1}$  in 0–8 m,  $23 \pm 23$  Zellen  $l^{-1}$  in 8–20 m und  $17 \pm 14$  Zellen  $l^{-1}$  in 50 m). Die Gesamtbiomasse dieser Art lag stets unter 1.5 mg C  $m^{-2}$  und damit war ihr Anteil geringer als 2 %. **Strobilidium cf. lacustris** war bei vergleichsweise geringen Abundanzen ( $21 \pm 40$  Zellen  $l^{-1}$  in 0–8 m,  $15 \pm 39$  Zellen  $l^{-1}$  in 8–20 m und  $3 \pm 5$  Zellen  $l^{-1}$  in 50 m) die bezüglich der Biomasse dominierende Art der Gattung. Sie erreichte ein erstes Maximum von bis zu 27 mg C  $m^{-2}$  von Ende Mai bis Mitte Juni und ein zweites von bis zu 11 mg C  $m^{-2}$  zwischen Anfang August und Mitte Oktober. Diese Art hatte einen durchschnittlichen Biomasseanteil von 4.4 % und erreichte im Maximum beinahe 40 %.

Die Gattung **Halteria** war in den oberen 20 m ebenfalls mit durchschnittlich 3 mg C  $m^{-2}$  vertreten. Die kleinere der beiden Arten wies bis Ende Juli Zellzahlen von weniger als 100 Zellen  $ml^{-1}$ , meist weniger als 50 Zellen  $ml^{-1}$ , auf. Ab August stiegen die Werte in der 0–8-m-Schicht schnell an, und Ende September wurde eine maximale Konzentration von 416 Zellen  $l^{-1}$  gemessen, hier hatte die Art mit knapp über 4 mg C  $m^{-2}$  einen maximalen Biomasseanteil von 5.6 % erreicht. In den darunterliegenden Schichten blieben die Konzentrationen gering ( $99 \pm 119$  Zellen  $l^{-1}$  in 0–8 m,  $16 \pm 12$  Zellen  $l^{-1}$  in 8–20 m und  $10 \pm 9$  Zellen  $l^{-1}$  in 50 m). Die größere **Halteria**-Art war ebenfalls perennierend abundant, zeigte aber eine zweigipflige Entwicklung: ein erstes Maximum im Juni und ein zweites von Mitte August bis Mitte Oktober. Während die Art im Juni/Juli vor allem in 8–20 m vertreten war, verlagerte sie ihren Schwerpunkt im Herbst nach 0–8 m Tiefe, so daß die beiden Tiefenschichten im Jahresmittel gleichberechtigt erscheinen ( $28 \pm 26$  Zellen  $l^{-1}$  in 0–8 m,  $19 \pm 18$  Zellen  $l^{-1}$  in 8–20 m und  $3 \pm 4$  Zellen  $l^{-1}$  in 50 m). Sowohl in 0–8 m als auch in 8–20 m traten Maximalwerte von knapp 100 Zellen  $l^{-1}$  auf.

Vertreter der gehäusebauenden **Tintinnidium/Chodonnella**-Gruppe traten sporadisch, bevorzugt in der zweiten Jahreshälfte, in den obersten 20 m in Konzentrationen von bis zu 12 Zellen  $l^{-1}$  auf.

### 3.5.5 Haptorida

Die Ordnung Haptorida war durch zwei Arten der Gattung **Askenasia** vertreten. Bei einer mittleren Konzentration von 632 Zellen  $l^{-1}$  und einer durchschnittlichen Biomasse von 8 mg C  $m^{-2}$  in den obersten 20 m, erreichte die Gattung kurzzeitig Biomasse- und Abundanzanteile von rund 50 %.

Die kleinere **Askenasia**-Art war mit durchschnittlich 8 mg C  $m^{-2}$  eindeutig die dominante Art dieser Gattung. Sie trat perennierend, besonders jedoch in der ersten Jahreshälfte auf. Hier erreichte sie sowohl in 0–8 m als auch in 8–20 m Maximalwerte von knapp über 2000 Zellen  $l^{-1}$  ( $639 \pm 453$  Zellen  $l^{-1}$  in 0–8 m,  $590 \pm 447$  Zellen  $l^{-1}$  in 8–20 m und  $105 \pm 82$  Zellen  $l^{-1}$  in 50 m). Ab August wurden Abundanzen von 1000 Zellen  $l^{-1}$  kaum über-, meist jedoch deutlich unterschritten.

Die größere **Askenasia**-Art war ab August kaum mehr vertreten, bildete aber im Juni/Juli mit bis zu 500 Zellen  $l^{-1}$  (Mitte Juni in 8–20 m) ein Maximum aus, wobei sie mit 14 mg C  $m^{-2}$  einen Biomasseanteil von 12.1 % der Ciliaten erreichte.

### 3.5.6 Hymenostomatida

Beide Arten der Hymenostomatida traten perennierend auf. Nur 20.2 % (**Paracoliptidium cf. truncatum**) bzw. 26.1 % (**Chasmatostoma spec.**) der in der gesamten Wassersäule abundanten Hymenostomatida lagen in den obersten 20 m vor. In der gesamten Wassersäule hatten die Hymenostomatida mit 27.5 % einen deutlich höheren Biomasseanteil als in den obersten 20 m (11.6 %; vgl. Tab. 18). Im Maximum erreichten sie in 0–100 m einen Anteil von 40.6 %, während sie in 0–20 m maximal 22.5 % der Ciliaten-Biomasse stellten.

**Paracoliptidium cf. truncatum** war in 0–100 m mit durchschnittlich  $14 \pm 5$  mg C  $m^{-2}$  vertreten, ohne daß auffällige Unterschiede im Untersuchungszeitraum beobachtet werden konnten. Der ausgeglichene Biomassebestand wird an dem mit 33.2 % äußerst niedrigen Variationskoeffizienten deutlich ( $12 \pm 9$  Zellen  $l^{-1}$  in 0–8 m,  $37 \pm 27$  Zellen  $l^{-1}$  in 8–20 m und  $96 \pm 46$  Zellen  $l^{-1}$  in 50 m). Für **Chasmatostoma spec.** gilt ähnliches wie für die vorhergehende Art: Sie hatte bei einem „standing stock“ von  $15 \pm 5$  mg C  $m^{-2}$  (0–100 m) mit 34.8 % den zweitniedrigsten Variationskoeffizienten aller Ciliatenarten ( $67 \pm 44$  Zellen  $l^{-1}$  in 0–8 m,  $85 \pm 68$  Zellen  $l^{-1}$  in 8–20 m und  $173 \pm 51$  Zellen  $l^{-1}$  in 50 m).

### 3.3.7 Suctorida, Scuticociliatida und Peritrichida

Peritrichida vom Typ **Epistylis/Vorticella** waren die einzigen Ciliaten im Königssee, die eine ausgeprägte Saisonalentwicklung zeigten. Im Juli und August waren diese mit bis knapp 300 Zellen  $l^{-1}$  abundant, während außerhalb dieser Zeit und Tiefe kaum einmal mehr als 30 Zellen  $l^{-1}$  auftraten. In diesem Zeitraum erreichte die Gruppe einen Biomasseanteil von bis zu 15.9 %, während dieser Wert sonst zumeist unter 2 % lag.

Suctorida traten vereinzelt, bevorzugt in der ersten Jahreshälfte, mit bis zu 16 Zellen  $l^{-1}$ , meist aber 4 Zellen  $l^{-1}$  auf. Scuticociliatida traten bevorzugt zwischen Juli und Oktober in geringer Abundanz und Biomasse auf.

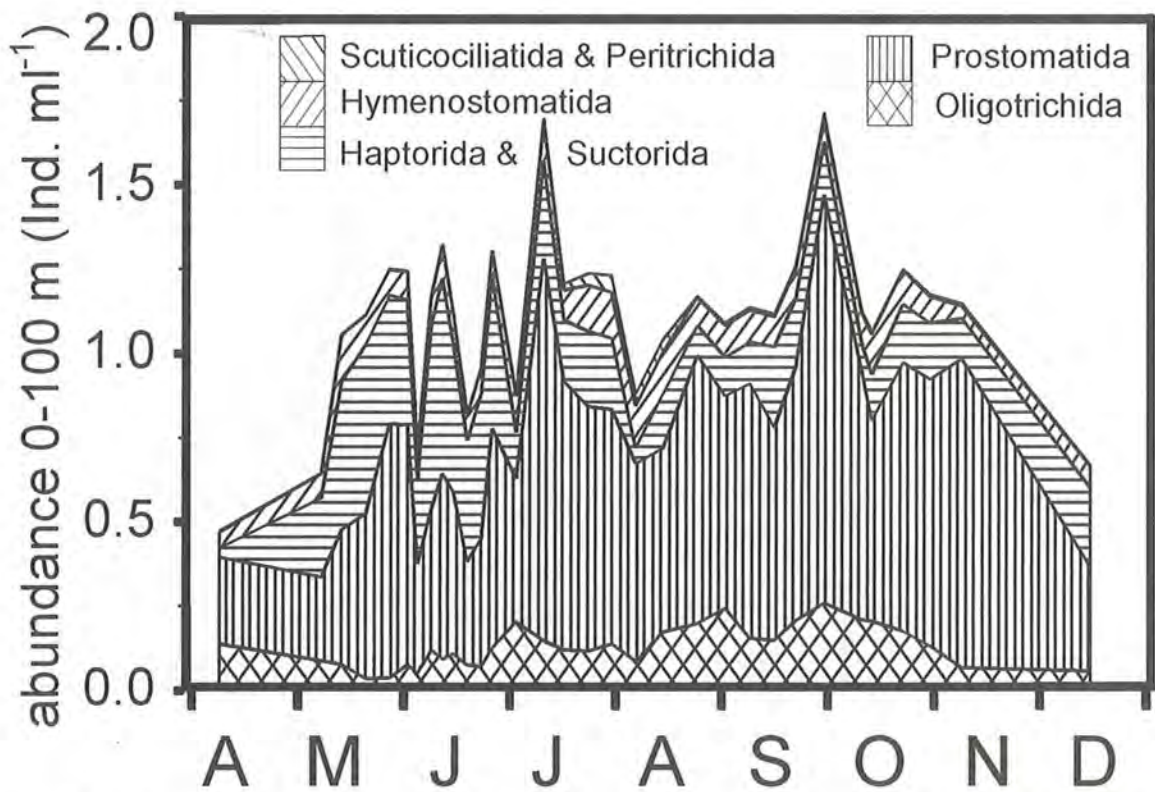


Abb. 29: Mittlere Ciliaten-Abundanz 0-100 m (Ind. l<sup>-1</sup>): Absolute Abundanz (Ind. ml<sup>-1</sup>; oben) und prozentuale Anteile der Klassen (%; unten). Je zwei im Königssee weniger bedeutsame Ordnungen der Klasse Kinetofragminophora (Haptorida und Suctorida) und der Klasse Oligohymenophora (Scuticociliatida und Peritrichida) wurden in der Graphik zusammengefaßt.



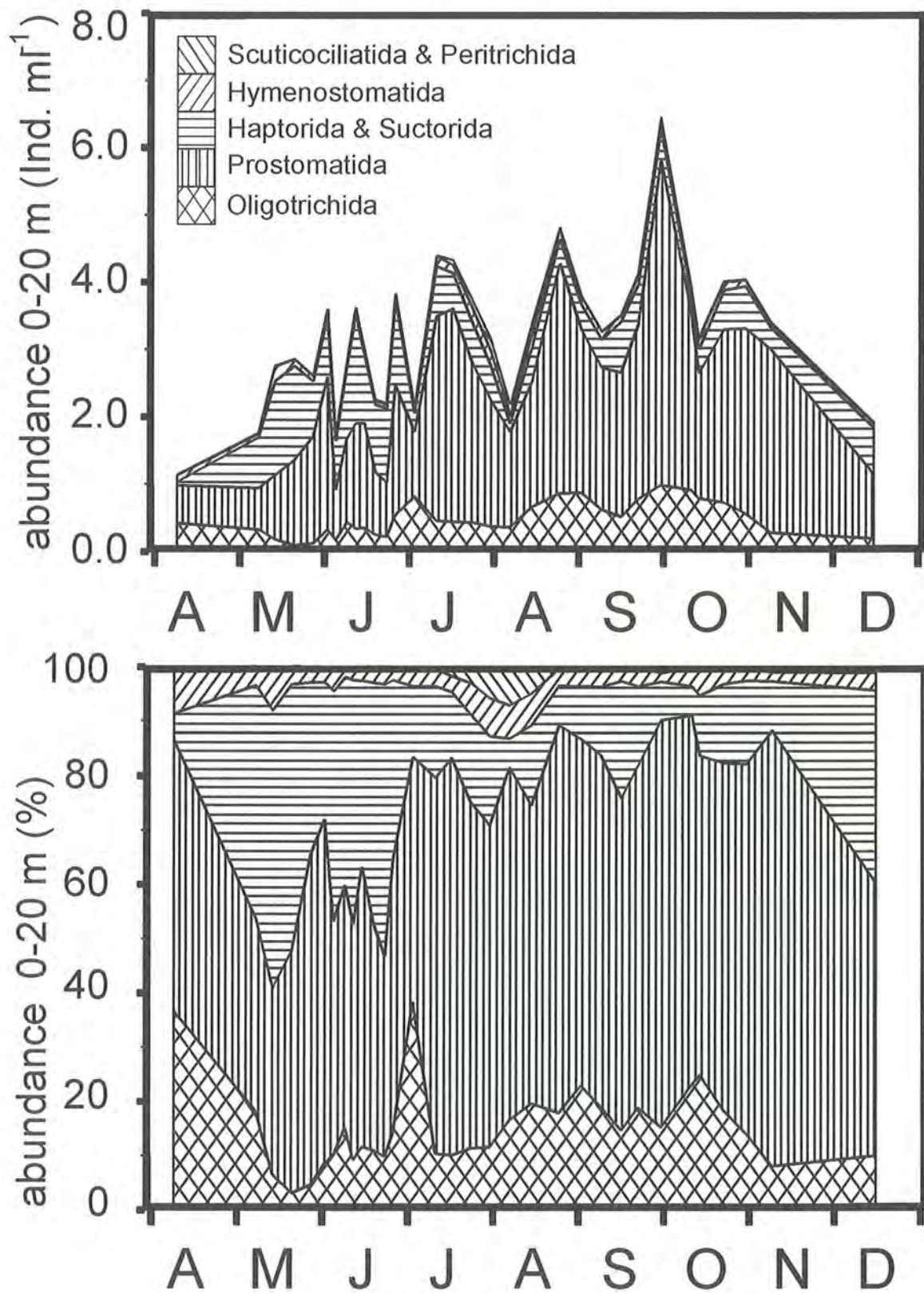


Abb. 30: Mittlere Ciliaten-Abundanz 0–20 m (Ind. l<sup>-1</sup>): Absolute Abundanz (Ind. ml<sup>-1</sup>; oben) und prozentuale Anteile der Klassen (%; unten). Je zwei im Königssee weniger bedeutsame Ordnungen der Klasse Kinetofragminophora (Haptorida und Suctorida) und der Klasse Oligohy-  
menophora (Scuticociliatida und Peritrichida) wurden in der Graphik zusammengefaßt.



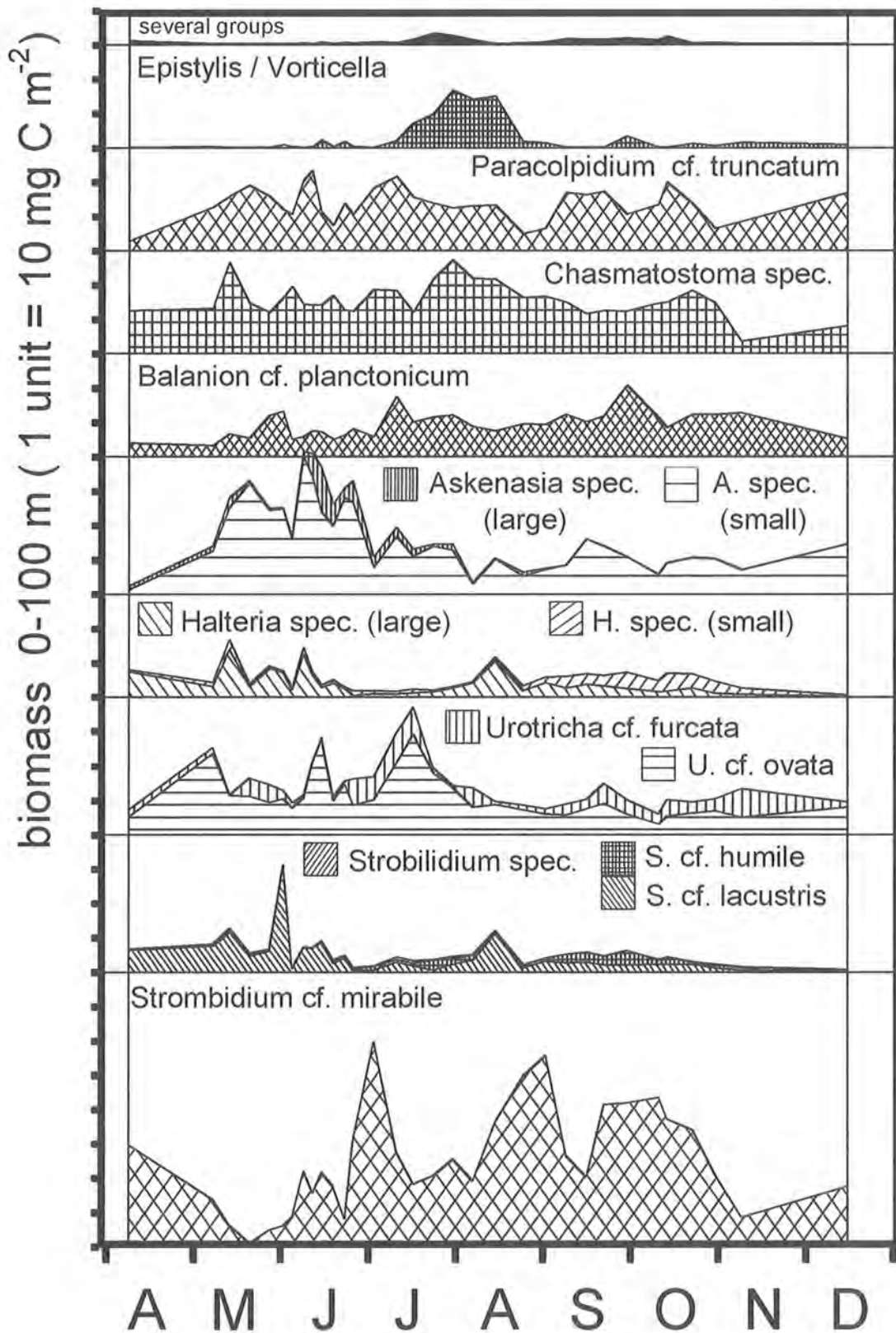


Abb. 31: Flächenbezogene Biomasse der Ciliatengattungen, 0–100 m (mg C m<sup>-2</sup>): Als verschiedene Gruppen sind die Gattungen *Solenophrya/Staurophrya*, *Cohnilembus* und *Tintinnidium/Chodonella* zusammengefaßt. Zur Systematik vgl. Tab. 28 und 29.

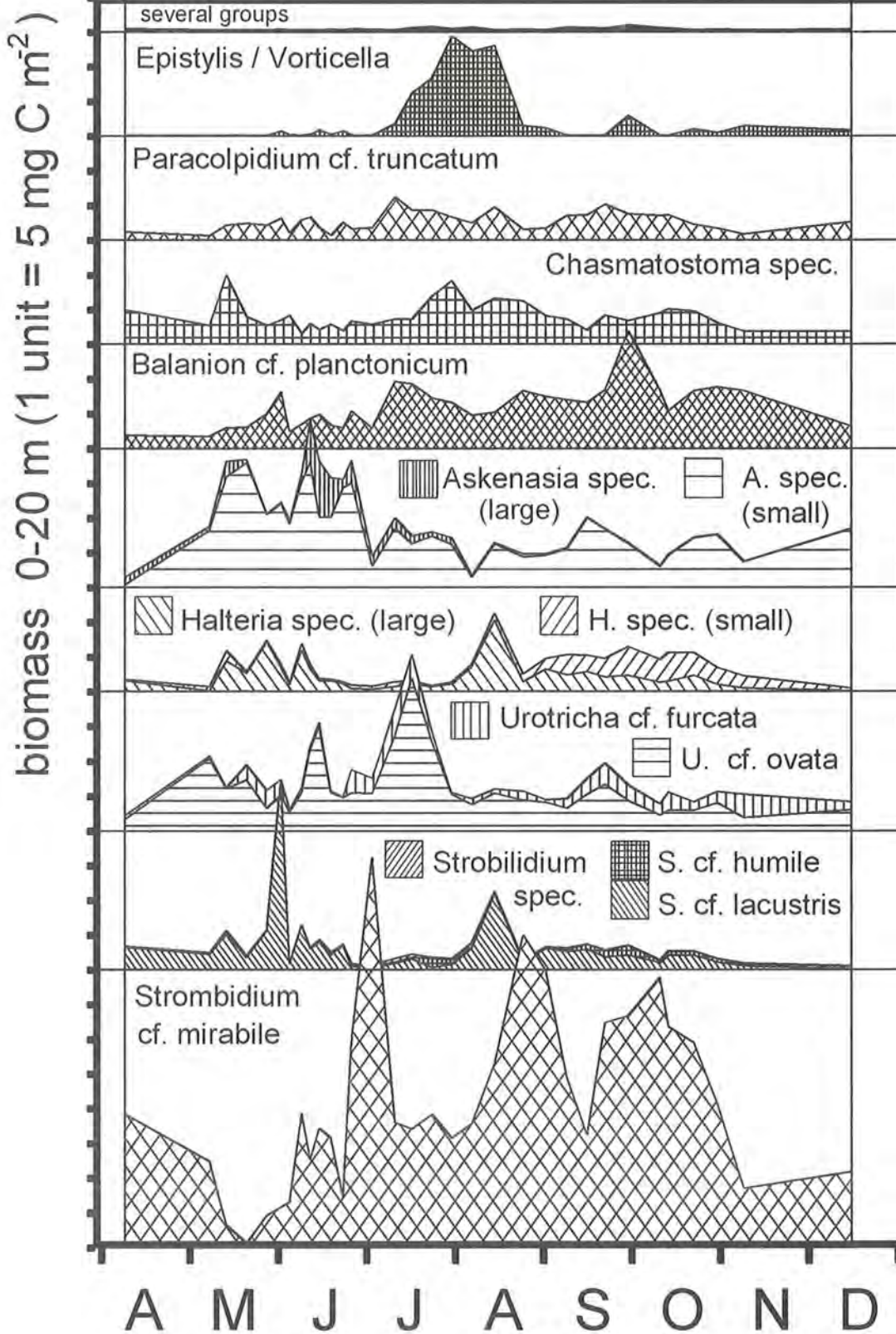


Abb. 32: Flächenbezogene Biomasse der Ciliatengruppen, 0-20 m (mg C m<sup>-2</sup>): Als verschiedene Gruppen sind die Gattungen *Solenophrya/Staurophrya*, *Cohnilembus* und *Tintinnidium/Chodonella* zusammengefaßt. Zur Systematik vgl. Tab. 28 und 29.

mean abundance 0-100 m (1 unit = 200 Ind. L<sup>-1</sup>)

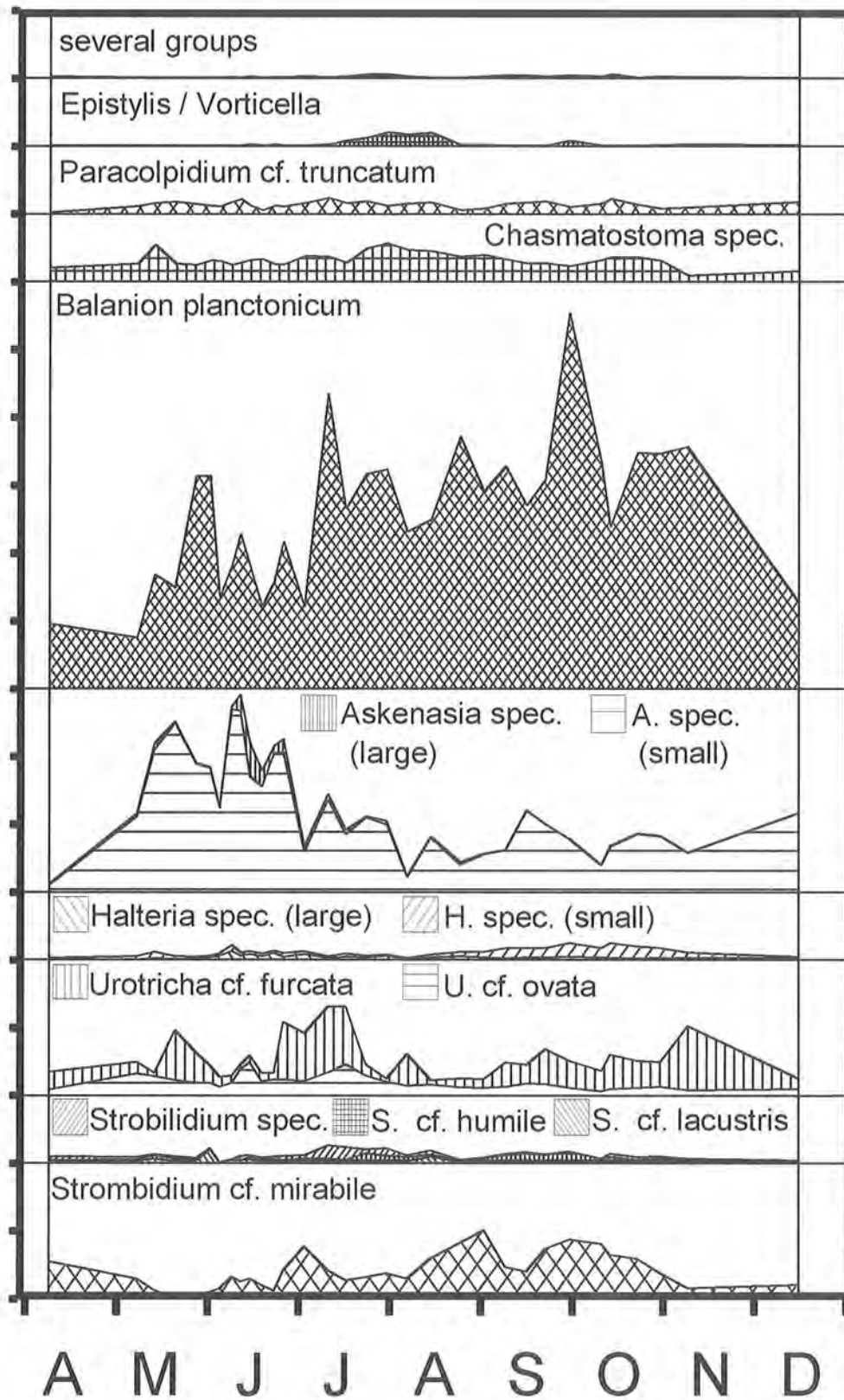


Abb. 33: Mittlere Abundanz der Ciliatengruppen, 0-100 m (Ind. l<sup>-1</sup>): Als verschiedene Gruppen sind die Gattungen *Solenophrya*/*Staurophrya*, *Cohnilembus* und *Tintinnidium*/*Chodonella* zusammengefaßt. Zur Systematik vgl. Tab. 28 und 29.



mean abundance 0-20 m (1 unit = 500 Ind. L<sup>-1</sup>)

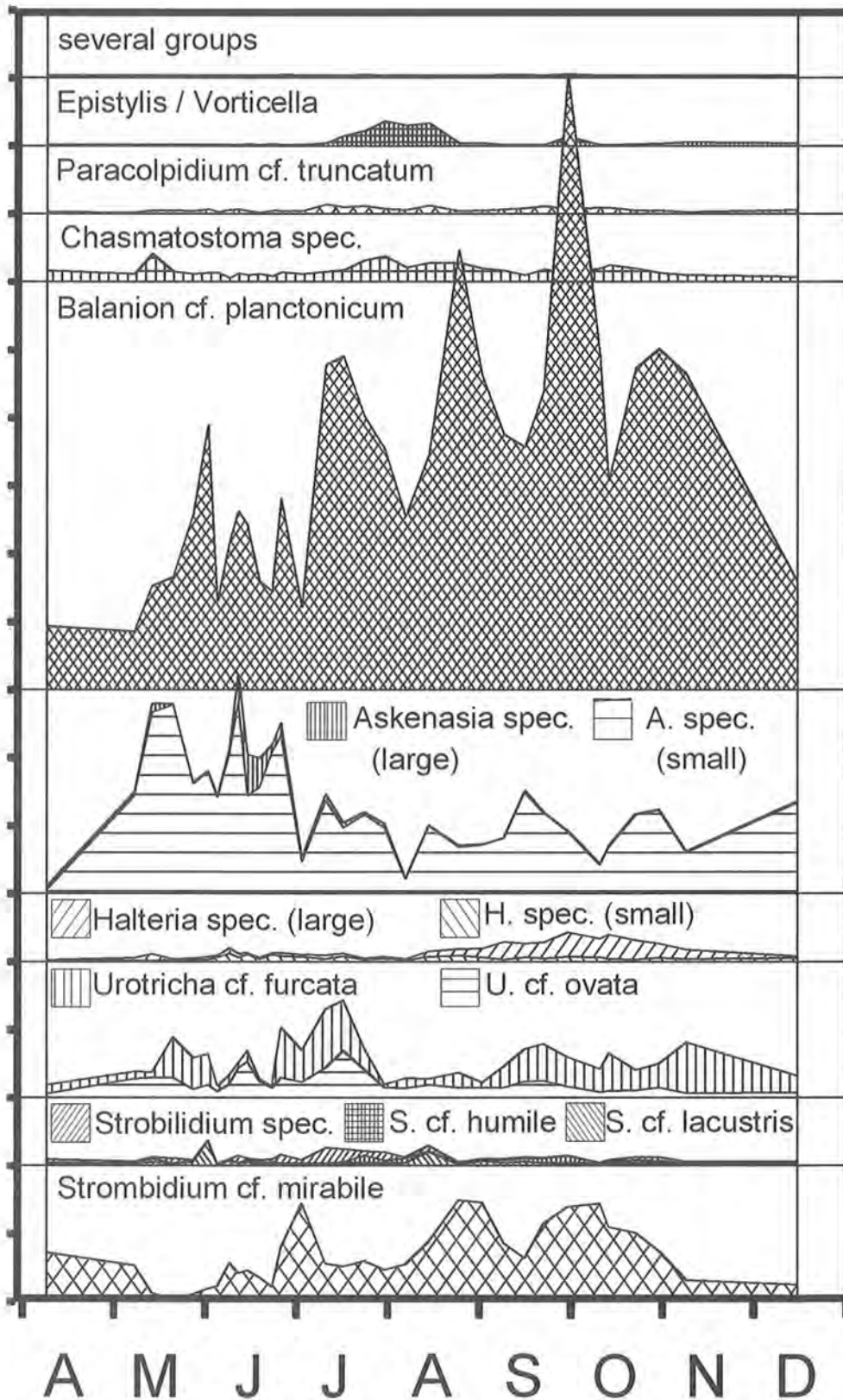


Abb. 34: Mittlere Abundanz der Ciliatengruppen, 0-20 m (Ind. l<sup>-1</sup>): Als verschiedene Gruppen sind die Gattungen *Solenophrya*/*Staurorhrya*, *Cohnilembus* und *Tintinnidium*/*Chodonella* zusammengefaßt. Zur Systematik vgl. Tab. 28 und 29.

### 3.6 Rotatorien, Abundanz und Biomasse

In den folgenden Abschnitten werden zunächst die Ergebnisse der aus den Größenvermessungen abgeleiteten Berechnungen der individuellen Biomasse der Königssee-Rotatorien vorgestellt. Im weiteren wird auf die Dynamik der Biomasse und Abundanzen der Rotatorien-Gesellschaft insgesamt und einzelner systematischer Gruppen eingegangen.

#### 3.6.1 Größenvermessung und Biomasseberechnung

In Tabelle 30 sind die artspezifischen Individualgewichte (ng C Ind.<sup>-1</sup>) der Königssee-Rotatorien dargestellt, wie sie sich aus den durchgeführten Größenvermessungen ergaben (vgl. Abschn. 2.5.6 und 2.7.6). In Abbildung 35 sind in der linken Spalte Mittelwert, Standardabweichung und Wertebereich der Individualgewichte (ng C Ind.<sup>-1</sup>) und die Anzahl der vermessenen Tiere (n) der drei wichtigsten (s.u.) Rotatorien-Arten des Königssees über

die Zeit dargestellt. Diese Graphiken beruhen auf okular-mikrometrischen Messungen, die bei der Auszählung der Abundanzen durchgeführt wurden. Deutlich zu erkennen ist, daß starke Änderungen des Mittelwertes besonders bei geringer Anzahl vermessener Tiere (n), also geringer Meßgenauigkeit, auftreten. Zusätzlich sind Mittelwert und Standardabweichung des Individualgewichts, wie sie sich aus den Messungen der gepoolten Jahresprobe (Tab. 30) ergaben, angegeben (horizontale Referenzlinien). Die Ergebnisse dieser Messungen sind in Tabelle 30 und in der rechten Spalte von Abbildung 35 als Häufigkeitsverteilung der Gewichtsklassen (Schrittweite ein ng C Tier<sup>-1</sup>) dargestellt. Für *Keratella cochlearis* lagen Mittelwert und Standardabweichung aus der gepoolten Jahresprobe höher, für *Kellicottia longispina* und *Polyarthra vulgaris* niedriger als mit kleinem n berechnet. In allen Fällen zeigte der Wertebereich eine linksschiefe Verteilung, d.h. es gab mehr kleine als große Tiere (vgl. Tab. 30 und Abb. 35).

Tab. 30: Biomasse und Größenspektrum der Rotatorien nach Größenvermessungen aus der gepoolten Jahresprobe: Mittelwert der individuellen Biomasse ± Standardabweichung, Minimum und Maximum (ng C Ind.<sup>-1</sup>) sowie Variationskoeffizient (%), Anzahl vermessener Tiere (n), Prozentualer Anteile der Größenklassen (GK: dualer Logarithmus der Biomasse in pg C Ind.<sup>-1</sup>; GK12=2.9–5.8 ng C Ind.<sup>-1</sup>; GK 13=5.8–11.6 ng C Ind.<sup>-1</sup>; GK14=11.6–23.2 ng C Ind.<sup>-1</sup>; etc.). Vergleichsliteratur PAULI (1989) Biomasse (ng C Ind.<sup>-1</sup>).

Gruppe	Mw.±Std. (ng C Ind. <sup>-1</sup> )	Min.-Max. (ng C Ind. <sup>-1</sup> )	Vk. (%)	n	GK12 (%)	GK13 (%)	GK14 (%)	GK15 (%)	GK16 (%)	Lit. (ng C Ind. <sup>-1</sup> )
Fam. Brachionidae										
<i>Keratella cochlearis</i>	10.5± 3.8	3.6–27.4	36.3	549	4.4	70.1	24.6	0.9	0	10–20
<i>K. cochlearis</i> Eier	13.2± 3.0	7.2–23.4	22.7	118	0	27.1	72.0	0.9	0	10.7
<i>K. hiemalis</i>	18.7± 4.9	11.3–43.1	26.1	74	0	1.4	85.1	13.5	0	10–30
<i>K. hiemalis</i> Eier	15.3± 1.2	13.8–16.2	8.1	3	0	0	100	0	0	16.2
<i>K. quadrata</i>	16.5± 5.8	7.1–32.2	35.5	18	0	22.2	72.2	5.6	0	15–55
<i>K. quadrata</i> Eier	18.1± 0	–	–	1	0	0	100	0	0	32.1
<i>Kellicottia longispina</i>	19.1± 6.8	5.7–48.1	35.9	294	0.3	9.9	68.1	21.4	0.3	10–20
<i>K. longispina</i> Eier	18.0± 4.5	9.3–28.3	25.0	34	0	8.8	76.5	14.7	0	15.2
<i>Notholca caudata</i>	18.2± 8.7	8.3–38.6	47.7	12	0	16.7	58.3	25.0	0	25–40
Fam. Mytilinidae										
<i>Mytilina mucronata</i>	8.9± 0	–	–	1	0	100	0	0	0	
Fam. Gastropodidae										
<i>Gastropus stylifer</i>	25.3±13.1	5.0–53.3	51.9	60	1.7	16.7	30.0	48.6	5.0	10–20
<i>Ascomorpha ecaudis</i>	11.9± 6.5	7.3–16.5	54.6	2	0	50.0	50.0	0	0	15–20
<i>Ascomorpha ovalis</i>	18.9± 5.9	10.3–46.7	31.3	256	0	2.0	82.8	14.8	0.4	10–15
Fam. Synchaetidae										
<i>Synchaeta cf. tremula</i>	16.5± 9.3	5.3–50.7	56.3	67	1.5	32.8	46.3	17.9	1.5	(10–135)
<i>Synchaeta</i> Eier	40.2± 4.7	36.9–43.6	11.8	2	0	0	0	100	0	(33)
<i>Polyarthra vulgaris</i>	24.4± 6.6	12.3–53.5	27.1	463	0	0	51.0	48.4	0.6	10–30
<i>P. dolychoptera</i>	14.8± 5.7	7.1–42.5	38.7	172	0	30.2	59.9	9.9	0	15–30
<i>P. spp.</i> Embryos/Eier	21.3± 4.4	11.9–34.5	20.5	163	0	0	68.7	31.3	0	18–25
Fam. Asplanchnidae										
<i>Asplanchna cf. priodonta</i>	17.3± 0	–	–	1	0	0	100	0		20–1900
Fam. Conochilidae										
<i>Conochilus unicornis</i>	14.2± 5.4	5.2–33.0	37.8	102	2.0	31.4	60.7	5.9	0	15–30
<i>C. hippocrepis</i>	7.5± 5.0	3.3–14.6	66.2	4	50.0	25.0	25.0	0	0	
Fam. Filiniidae										
<i>Filina terminalis</i>	23.7± 8.6	9.8–50.3	36.4	113	0	6.2	50.4	41.6	1.8	15–30
<i>F. opoliensis</i>	20.9± 8.7	7.2–41.5	41.5	21	0	9.5	61.9	28.6	0	

### 3.6.2 Gesamtbiomasse und -abundanz

In Tabelle 31 sowie den Abbildungen 36 und 37 ist die Biomasseentwicklung, in Tabelle 32 sowie den Abbildungen 38 und 39 die Abundanzverteilung der Königssee-Rotatorien nach Familien aufgeschlüsselt. Die Biomasseanteile der einzelnen Arten sind in Tabelle 33, die Abundanzentwicklung in Tabelle 34 sowie in den Abbildungen 40 bis 45 dargestellt.

Während noch im April der jahresminimale Wert von  $3 \text{ mg C m}^{-2}$  vorlag, stieg die Rotatorien-Biomasse in den obersten 20 m im Mai schnell an ( $10\text{--}27 \text{ mg C m}^{-2}$ ), und bereits in der ersten Juniwoche wurde ein Jahresmaximum von  $71 \text{ mg C m}^{-2}$  ausgebildet. Von Mitte Juni bis zum Ende der Untersuchung war die Gesamtbiomasse der Rotatorien nahezu konstant rückläufig, und in der ersten Dezemberwoche wurde mit  $7 \text{ mg C m}^{-2}$  der zweitniedrigste Wert gemessen. Die Rotatorien-Biomasse (0–20 m) bewegte sich damit – bei einem Mittelwert von  $27 \pm 15 \text{ mg C m}^{-2}$  (in 0–20 m entsprechend  $1,3 \pm 0,7 \mu\text{g/l}$ ) – im Bereich weniger Mikrogramm pro Liter. Da die Rotatorien-Biomasse der obersten 20 m im Jahresdurchschnitt  $78,2 \%$  ( $\pm 11,2 \%$ ; Variationskoeffizient  $14,3 \%$ ; Wertebereich  $52,5\text{--}96,0 \%$ ) der über die gesamte Wassersäule kumulierten Rotatorien-Biomasse ausmachte, liegen die Verhältnisse bei Betrachtung der gesamten Wassersäule grundsätzlich gleich. Die Gesamtbiomasse in 0–100 m betrug im Jahresdurchschnitt  $34 \pm 17 \text{ mg C m}^{-2}$ , der Wertebereich war  $5\text{--}76 \text{ mg C m}^{-2}$ . Mit Variationskoeffizienten um  $50 \%$  war die Biomasseentwicklung der Rotatorien sehr ausgeglichen, der Wertebereich lag um den Faktor 2,1 (0–100 m) bzw. 2,5 (0–20 m) über dem Mittelwert.

Von den 21 Arten aus neun Familien traten fünf echt perennierend (*Polyarthra dolichoptera*, *P. vulgaris*, *Keratella cochlearis*, *Kellicottia longispina*, *Filina terminalis*) und weitere vier nahezu perennierend (fehlend

nur in ein bis zwei Probenreihen: *Synchaeta spec.*, *Keratella hiemalis*, *K. quadrata*, *Gastropus styliifer*) auf (Soweit dies aus dieser den Zeitraum April bis Dezember umfassenden Untersuchung geschlossen werden kann.). Wird die *Keratella quadrata/K. hiemalis*-Gruppe zusammengefaßt, sind es sechs perennierende Gruppen. Drei Arten lagen als Einzelfunde vor (*Conochilus hippocrepis*, *Mytilina mucronata*, *Asplanchna c.f. pridonta*). Die verbleibenden neun Arten (in sechs bis 23 Serien absent) lassen sich in zwei Gruppen einteilen: Eine Gruppe von Arten mit ausgeprägter saisonaler Präferenz (*Ascomorpha ovalis*, *Trichocerca ssp.*, *Pompholyx sulcata*) und eine zweite Gruppe von Arten, deren durchgehende Präsenz aufgrund ihrer geringen Abundanz evtl. unterschätzt wurde (*Polyarthra major*, *Keratella hiemalis forma tecta*, *Notholca caudata*, *Ascomorpha ecaudis*, *Filina opoliensis*, *Conochilus unicornis*).

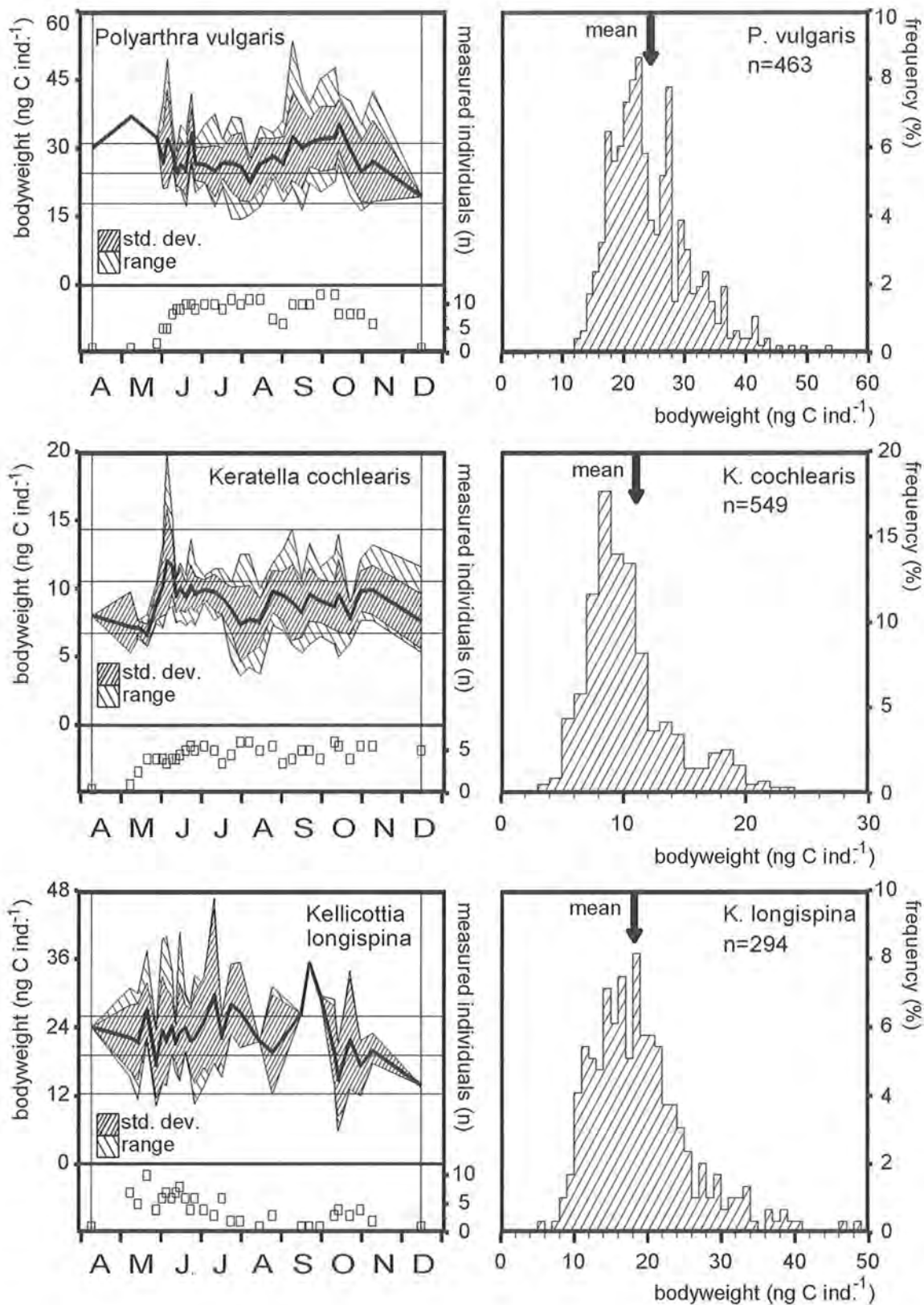
Vier Fünftel der Rotatorien-Biomasse wurden im Jahresdurchschnitt allein von drei Gattungen: *Polyarthra*, *Keratella* und *Kellicottia* gebildet (0–100 m:  $82,8 \pm 8,0 \%$ , Vk  $9,6 \%$ , Wertebereich  $59,4\text{--}94,3 \%$ ; 0–20 m:  $84,4 \pm 8,0 \%$ , Vk  $9,5 \%$ , Wertebereich  $57,6\text{--}96,1 \%$ ).

Unter den Familien hatten besonders im Sommer die Synchaetidae den größten Biomasseanteil, sie stellten durchschnittlich die Hälfte, maximal beinahe neun Zehntel, nie aber weniger als ein Viertel der Rotatorien-Biomasse. An zweiter Stelle folgten mit einem Biomasseanteil von einem Drittel die Brachionidae, diese erreichten besonders im April und Mai sowie ab Oktober, als die Synchaetidae seltener waren, Biomasseanteile von bis zu zwei Dritteln. Zur gleichen Zeit, wie die Brachionidae, wurden auch die Filiniidae mit Biomasseanteilen von bis zu einem Fünftel häufiger, im Jahresdurchschnitt hatte diese Familie einen Anteil von etwa einem Zwölftel der gesamten Rotatorien-Biomasse.

Tab. 31: Flächenbezogene Biomasse der Rotatorien-Familien in 0–100 m und 0–20 m Tiefe: Gewichteter Mittelwert der Zeitreihe von April bis Dezember (n=32); Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung ( $\text{mg C m}^{-2}$ ); Variationskoeffizient (%); Minimum-Maximum ( $\text{mg C m}^{-2}$ ) und Monat der minimalen bzw. maximalen Biomasse bzw. (-), wo diese nicht eindeutig sind. Prozentuale Anteile der Familien an der gesamten Rotatorien-Biomasse: Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung (%) sowie maximaler und minimaler Anteil.

Familie	mittlere Rotatorien-Biomasse über die Zeitreihe					Biomasseanteile	
	Tiefe (m)	Mw. $\pm$ Std. ( $\text{mg C m}^{-2}$ )	Vk. (%)	Min.-Max. ( $\text{mg C m}^{-2}$ )	Min.-Max. Monat	Mw. $\pm$ Std. (%)	Min.-Max. (%)
Synchaetidae	100	$19,7 \pm 14,7$	74,7	0,9–63,2	Apr.–Jun.	$50,2 \pm 20,5$	20,3–83,0
	20	$16,3 \pm 12,7$	78,1	0,9–62,2	Apr.–Jun.	$51,7 \pm 19,4$	25,9–88,1
Brachionidae	100	$10,1 \pm 3,9$	38,6	3,1–22,5	Apr.–Jun.	$37,2 \pm 17,6$	15,3–69,6
	20	$7,7 \pm 2,8$	35,9	2,0–13,7	Apr.–Jun.	$36,5 \pm 17,0$	10,4–66,2
Filiniidae	100	$2,6 \pm 2,3$	86,3	0,4–12,6	Mai–Jul.	$9,7 \pm 6,7$	1,0–22,5
	20	$1,7 \pm 1,3$	73,8	0,1–5,9	Apr.–Okt.	$8,5 \pm 6,3$	0,7–19,2
Gastropodidae	100	$1,0 \pm 1,3$	122,3	0,0–4,9	Apr.–Aug.	$2,6 \pm 2,8$	0,0–9,4
	20	$0,9 \pm 1,2$	124,2	0,0–4,5	Apr.–Aug.	$3,0 \pm 3,2$	0,0–11,9
Trichocercidae	100	$0,05 \pm 0,08$	174,8	0,0–0,4	<Jun.–Jul.	$0,1 \pm 0,2$	0,0–1,2
	20	$0,05 \pm 0,08$	174,8	0,0–0,4	<Jun.–Jul.	$0,2 \pm 0,3$	0,0–1,6
Conochilidae	100	$0,05 \pm 0,09$	174,4	0,0–0,5	(-)–Jun.	$0,1 \pm 0,2$	0,0–0,8
	20	$0,04 \pm 0,09$	213,8	0,0–0,5	(-)–Jun.	$0,1 \pm 0,2$	0,0–0,9
Testudinellidae	100	$0,006 \pm 0,01$	191,1	0,0–0,04	(-)–Aug.	$0,01 \pm 0,03$	0,0–0,1
	20	$0,006 \pm 0,01$	200,8	0,0–0,04	(-)–Aug.	$0,02 \pm 0,03$	0,0–0,1
Asplanchnidae	100	$0,0006 \pm 0,004$	600,0	0,0–0,02	(-)–Mai	$0,003 \pm 0,018$	0,0–0,1
	20	$0 \pm 0$	0,0	0,0–0,0	–	$0,0 \pm 0,0$	0,0–0,0
Summe	100	$33,5 \pm 17,4$	51,7	4,5–76,1	Apr.–Jun.	–	–
	20	$26,7 \pm 14,7$	55,2	3,0–70,5	Apr.–Jun.	–	–





**Abb. 35:** Individuelle Biomasse der wichtigsten Rotatorienarten: Dargestellt ist links die Entwicklung über die Zeit nach Messungen aus den Einzelserien: Mittelwert, Standardabweichung und Wertebereich (ng C Ind.<sup>-1</sup>) sowie Anzahl der pro Probenahmetermin vermessenen Tiere (n); auf der rechten Seite: prozentuale Häufigkeitsverteilung (%) von Gewichtsklassen (Schrittweite=1 ng C Ind.<sup>-1</sup>) aus der gepoolten Jahresprobe. Mittelwert und Standardabweichung dieser Messung sind auf der linken Seite noch einmal als horizontale Linien dargestellt.

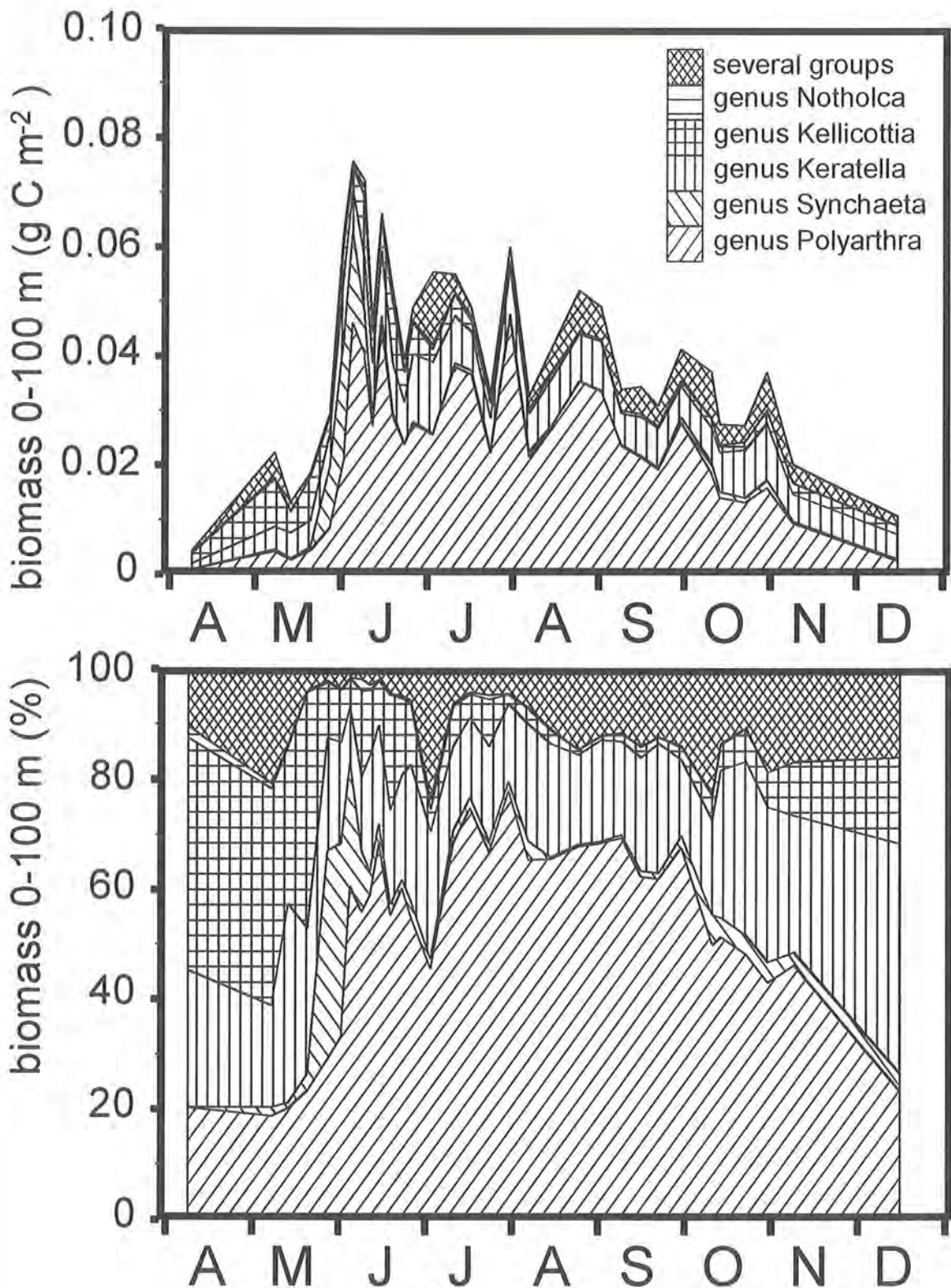


Abb. 36: Kumulierte Rotatorien-Biomasse 0-100 m: Absolut ( $\text{g C m}^{-2}$ , oben) und Anteile einzelner Gruppen (% , unten). Die Gattungen **Polyarthra** und **Synchaeta** gehören zur Familie Synchaetidae, **Keratella**, **Kellicottia** und **Notholca** zur Familie der Brachionidae, die restlichen Arten zu verschiedenen Familien (vgl. Tab. 26).



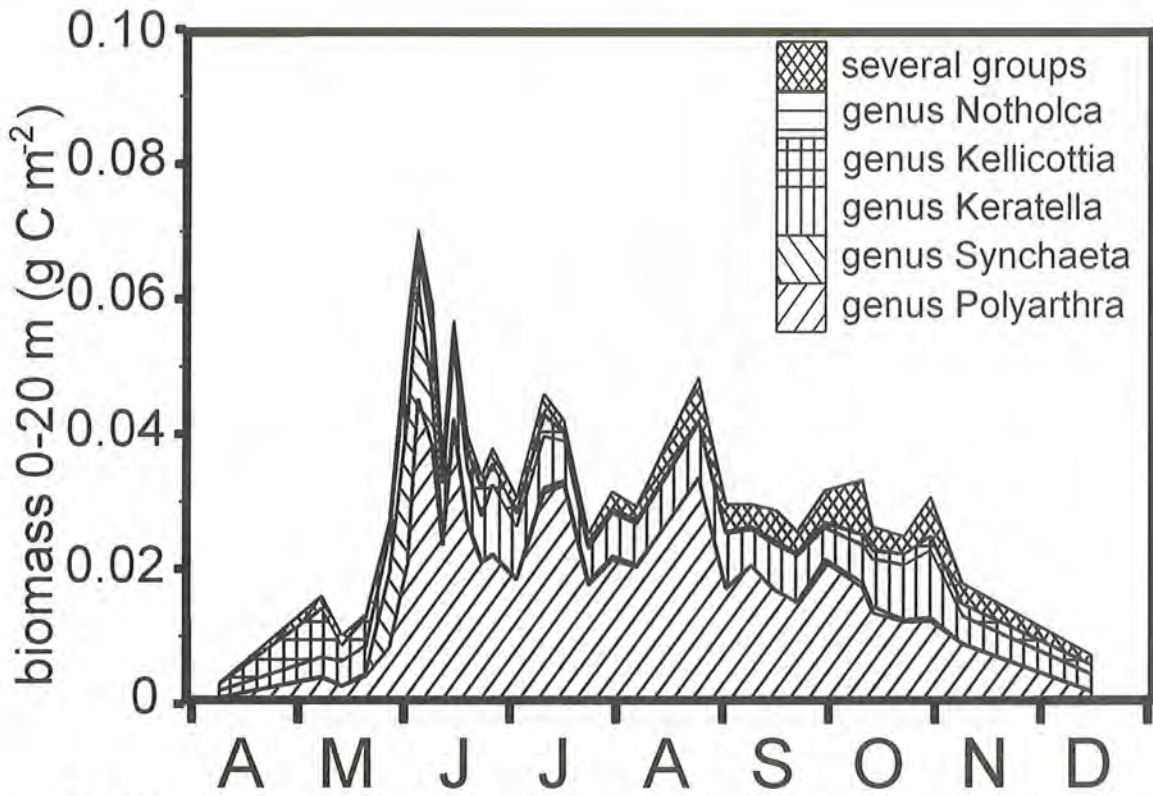


Abb. 37: Kumulierte Rotatorienbiomasse 0-20 m: Absolut (g C m<sup>-2</sup>, oben) und Anteile einzelner Gruppen (% , unten). Die Gattungen **Polyarthra** und **Synchaeta** gehören zur Familie Synchaetidae, **Keratella**, **Kellicottia** und **Notholca** zur Familie der Brachionidae, die restlichen Arten zu verschiedenen Familien (vgl. Tab. 26).



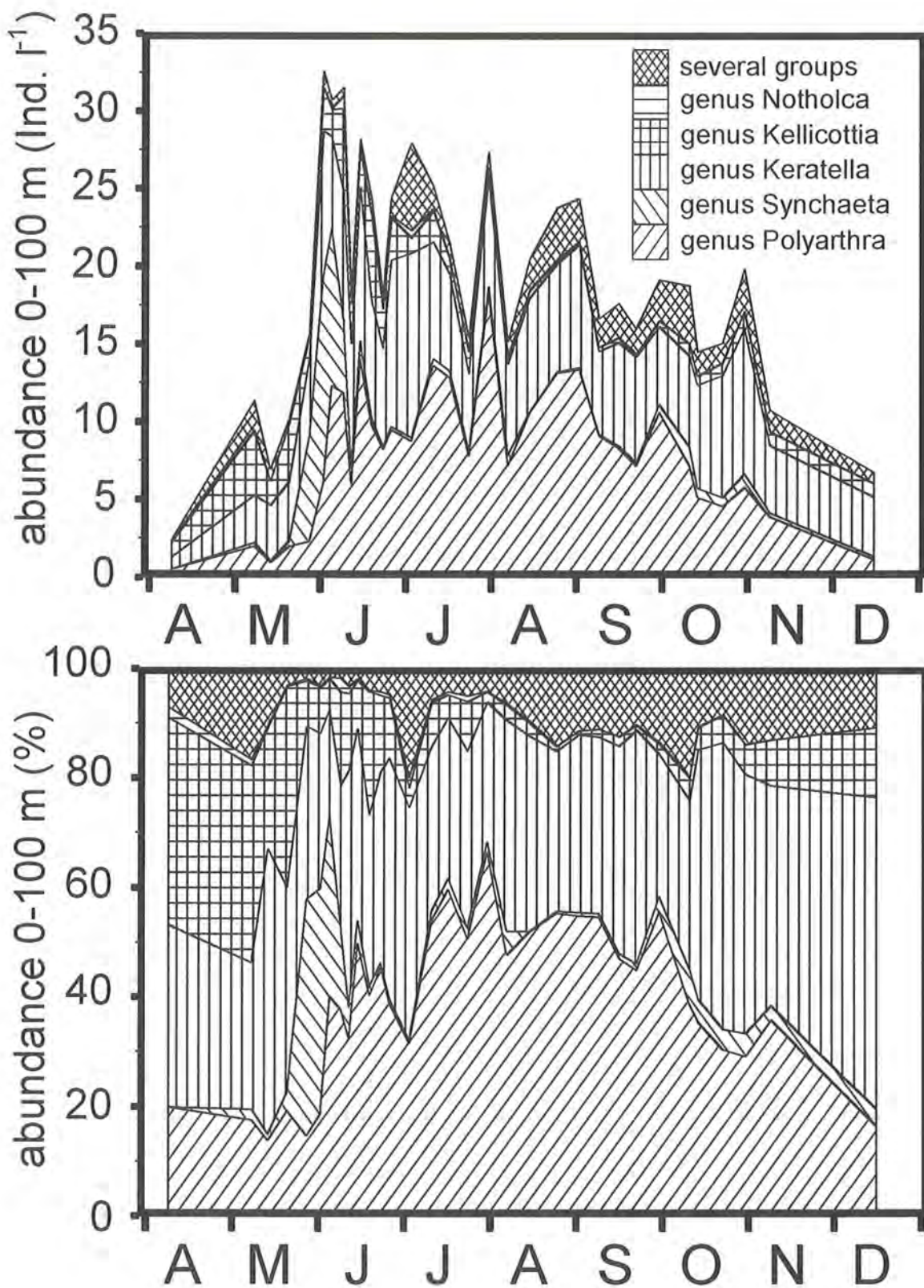


Abb. 38: Mittlere Rotatorien-Abundanz 0–100 m: Absolut (Ind. l<sup>-1</sup>, oben; 10 Ind. l<sup>-1</sup> entsprechen einer kumulierten Abundanz von  $1.0 \times 10^6$  Ind. m<sup>-2</sup>) und Anteile einzelner Gruppen (% , unten). Die Gattungen *Polyarthra* und *Synchaeta* gehören zur Familie Synchaetidae, *Keratella*, *Kellicottia* und *Notholca* zur Familie der Brachionidae, die restlichen Arten zu verschiedenen Familien (vgl. Tab. 26).

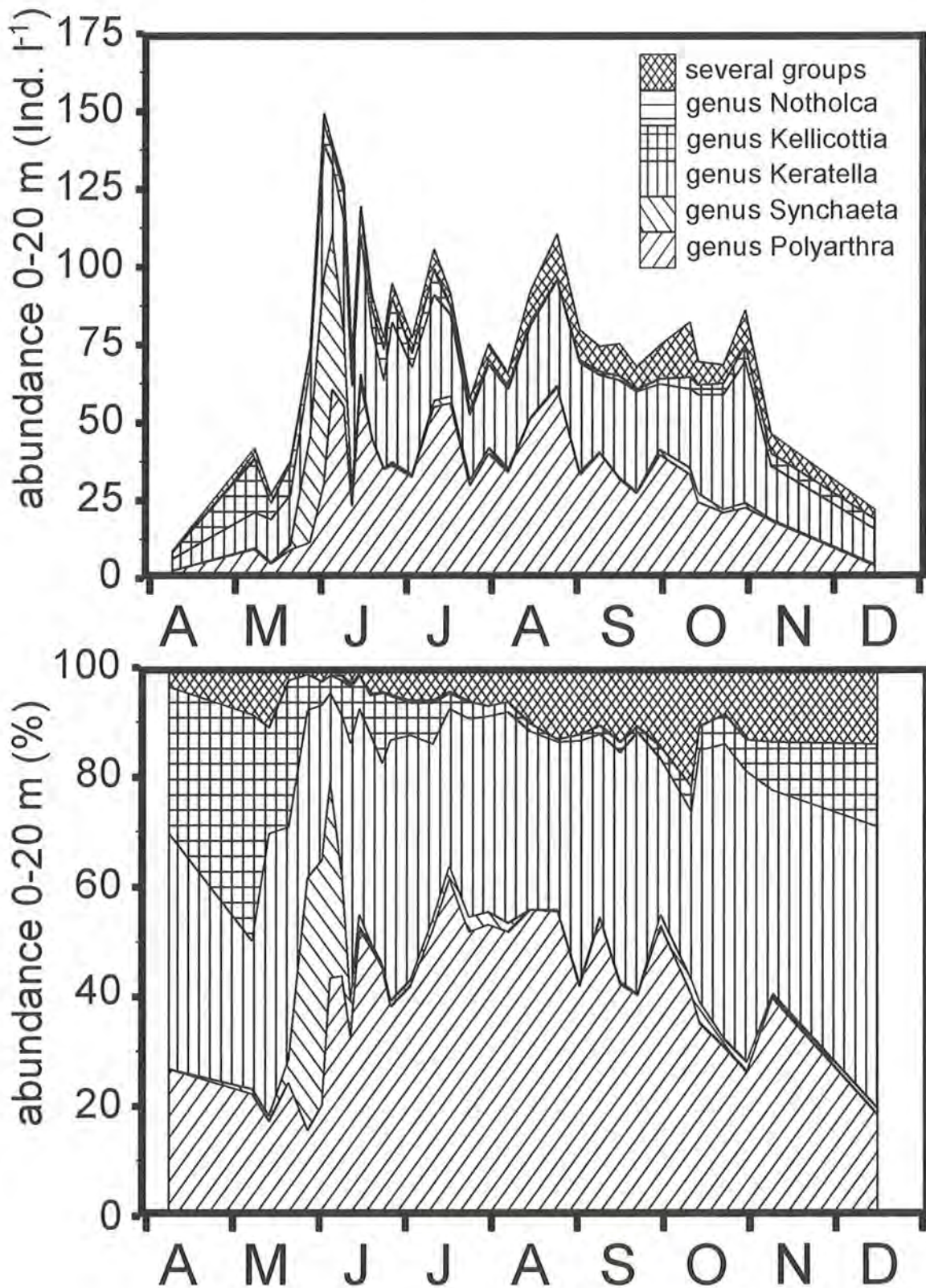


Abb. 39: Mittlere Rotatorien-Abundanz 0–20 m: Absolut (Ind. l<sup>-1</sup>, oben; 50 Ind. l<sup>-1</sup> entsprechen einer kumulierten Abundanz von  $1.0 \times 10^6$  Ind. m<sup>-2</sup>) und Anteile einzelner Gruppen (%), unten). Die Gattungen **Polyarthra** und **Synchaeta** gehören zur Familie Synchaetidae, **Keratella**, **Kellicottia** und **Notholca** zur Familie der Brachionidae, die restlichen Arten zu verschiedenen Familien (vgl. Tab. 26).



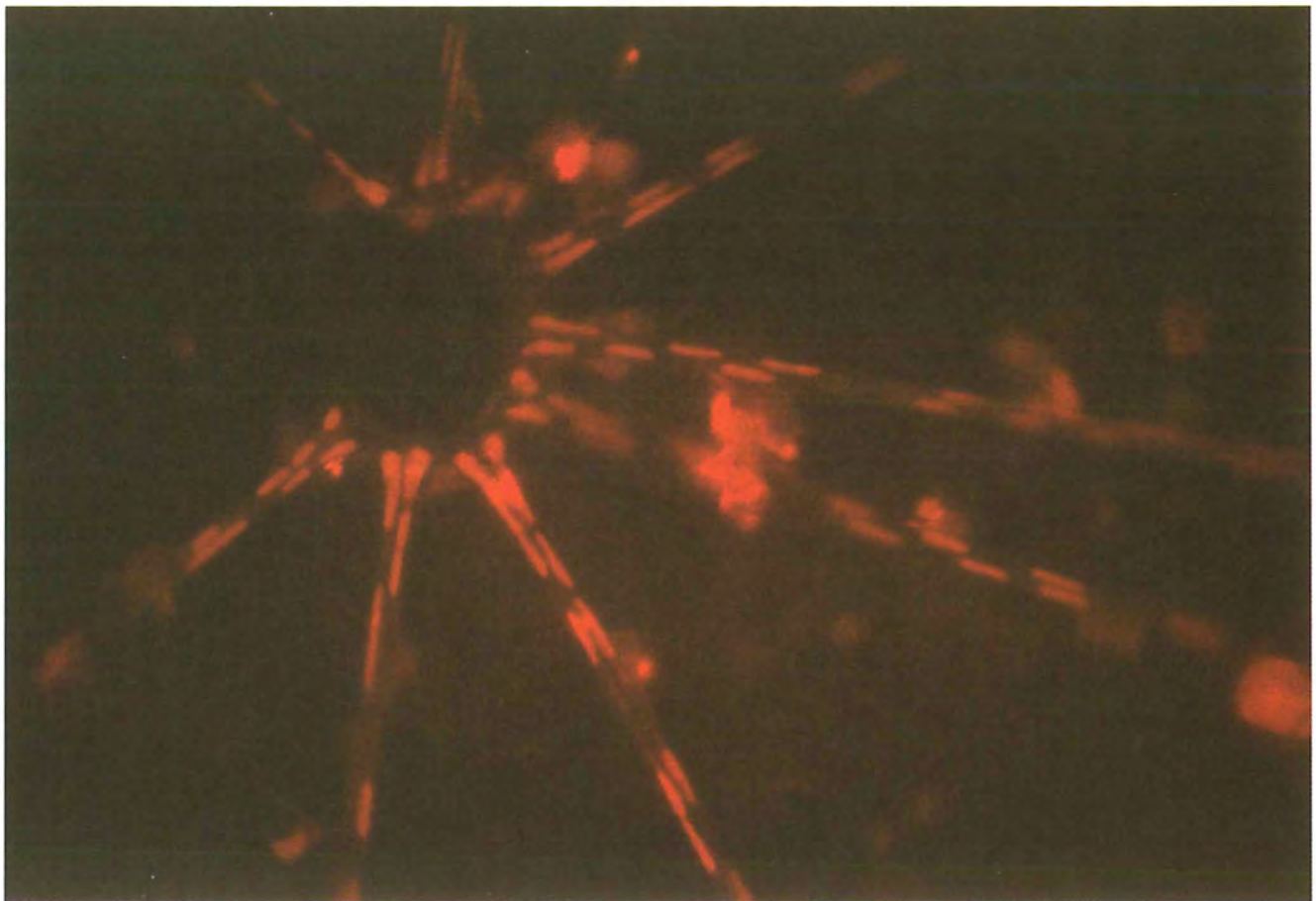
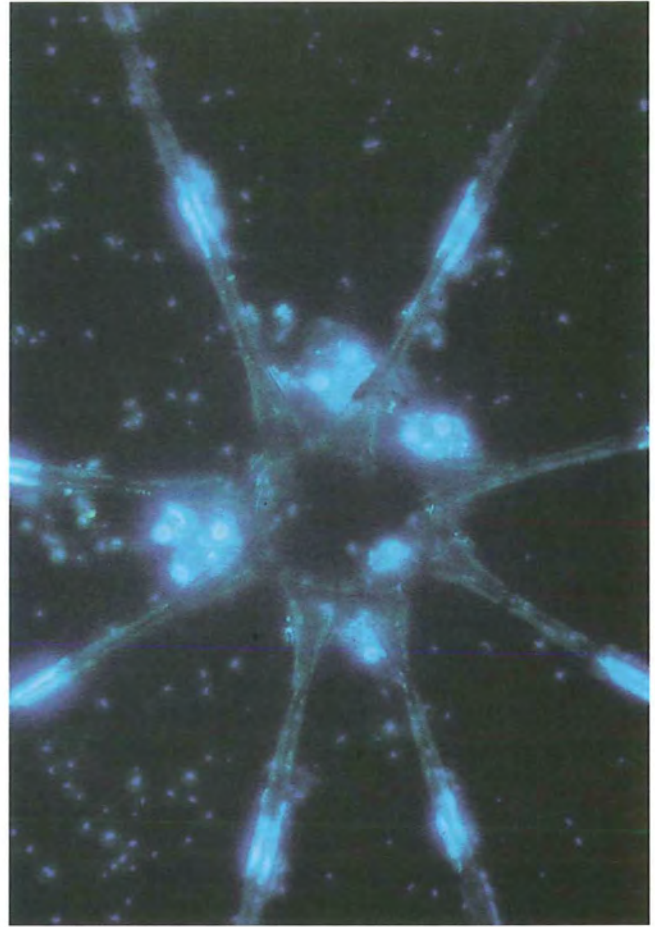
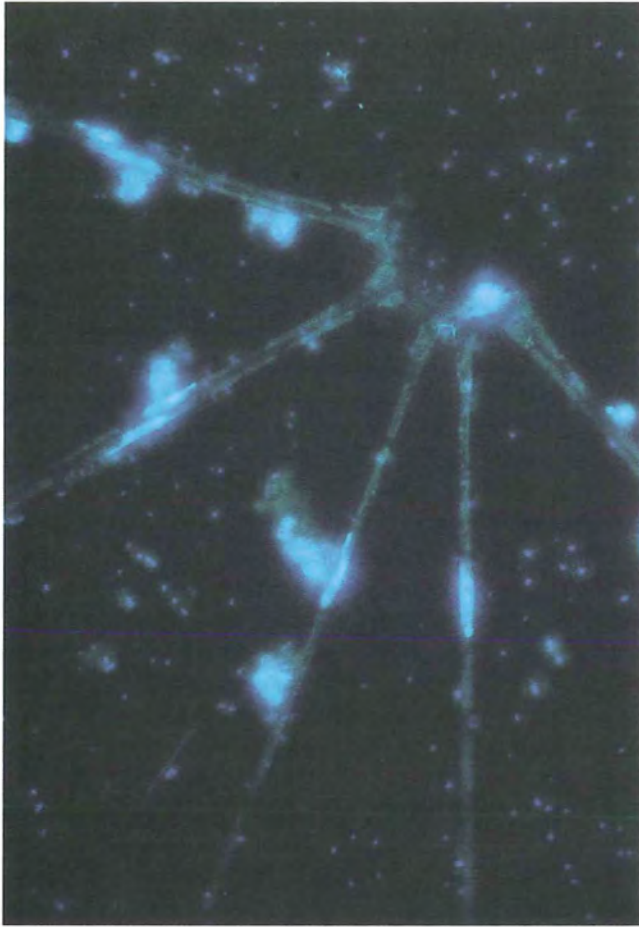


*Polyarthra vulgaris*, oben ein Ei/Embryo der Art, im Hintergrund verschiedene Kieselalgen.



*Kellicottia longispina*, im Hintergrund verschiedene Kieselalgen und ein Dinoflagellat.





**Asterionella formosa** mit epiphytischen Flagellaten (epifluoreszenzmikroskopische Aufnahme oben bei UV-Anregung und unten bei Grün-Anregung).

Die mittlere Gesamtabundanz betrug  $1.6 \pm 0.7 \times 10^6$  Ind.  $m^{-2}$  in 0–100 m, von denen  $1.3 \pm 0.6 \times 10^6$  Ind.  $m^{-2}$  in den obersten 0–20 m vorlagen. Aufgrund des Größenverhältnisses von Brachionidae zu Synchaetidae kehrte sich die Rangfolge dieser Familien bei Betrachtung der Abundanzen um, die Brachionidae stellten etwa die Hälfte und die Synchaetidae nur zwei Fünftel der Rotatorien-Abundanz. Bezüglich der restlichen Gruppen blieb die Reihenfolge im wesentlichen unverändert.

### 3.6.3 Synchaetidae

Von den beiden hier vorliegenden Gattungen der Familie (vgl. Abb. 40 und 41) war besonders **Polyarthra** von Bedeutung, welche im Jahresdurchschnitt  $48.0 \pm 18.3$  % (Wertebereich 24.1–76.8 %) der Rotatorien-Biomasse stellte. Die Gattung **Synchaeta** hatte zwar nur einen durchschnittlichen Anteil von  $3.7 \pm 8.5$  %, erreichte aber Ende Mai/Anfang Juni mit Biomassen von 10–20 mg C  $m^{-2}$  Biomasseanteile von bis zu 40.7 %. Im restlichen Jahr lag der Anteil von **Synchaeta** mit Biomassen von zumeist weniger als 1 mg C  $m^{-2}$  bei 1–2 %.

Eier, die sich mit hoher Wahrscheinlichkeit der Gattung **Synchaeta** zuordnen ließen, traten im Juni und Juli in 8–20 m Tiefe auf (maximal 3.4 Eier  $l^{-1}$ ).

Die Gattung **Polyarthra** war mit drei Arten vertreten. Die im Königssee wichtigste Art, **P. vulgaris**, war mit durchschnittlich  $473 \pm 354 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$  in der Wasserschicht 0–20 m vertreten und erreichte damit einen Biomasseanteil von  $37.4 \pm 16.8$  %. Bis Mitte Mai waren weniger als  $100 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$  dieser Art abundant, von Anfang Juni bis Mitte Oktober lagen mehr als  $500 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$  vor, wobei Anfang und Mitte Juni, Mitte Juli und Mitte August mehr als  $1000 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$  (maximal 1170  $\times$

$10^3$  Ind.  $m^{-2}$  Ende August) vorlagen. Bis Mitte Juni beschränkte sich das Vorkommen dieser Art auf die obersten 20 m des Sees, später war die Art auch in 20–30 m vertreten und Ende Juli wurde ein Jahresmaximum von  $1771 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$  in 0–100 m erreicht. Die Abundanzen von **P. vulgaris** lagen in 0–8 m durchschnittlich viermal höher als in 8–20 m und neun mal so hoch wie in 20–30 m ( $43 \pm 36$  Ind.  $l^{-1}$  in 0–8 m;  $11 \pm 9$  Ind.  $l^{-1}$  in 8–20 m;  $5 \pm 5$  Ind.  $l^{-1}$  in 20–30 m). Während sich die Abundanzen von **P. vulgaris** von Anfang Juni bis Ende September auf hohem Niveau bewegten, waren die Werte ab Ende August rückläufig, und im Dezember lagen wieder weniger als  $100 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$  ( $64 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$  in 0–20 m und  $84 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$  in 0–100 m) vor. Im Gegensatz zu dem im Sommer gehäuften Auftreten von **P. vulgaris** lagen die Abundanzen von **P. dolychoptera** mit  $54 \pm 32 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$  um eine knappe Größenordnung niedriger und waren mit einem Variationskoeffizienten von 58.0 % (im Ggs. zu 74.9 % bei **P. vulgaris**) etwas ausgeglichener. Eine eindeutige saisonale Präferenz war nicht festzustellen. Nur in der zweiten Junidekade traten Werte von knapp über  $100 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$  (0–20 m) auf, ansonsten bewegten sich die Abundanzen zwischen  $20\text{--}80 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$ .

**P. major**, die dritte Art der Gattung, war im Mittel mit  $2 \pm 3 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$  (0–20 m;  $3 \pm 3 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$  in 0–100 m) in fast allen Probenreihen abundant, hatte jedoch mit  $0.2 \pm 0.2$  % ( $0.1 \pm 0.1$  % in 0–100 m) einen sehr geringen Biomasseanteil.

Eier der Gattung **Polyarthra** (diese z.T. an den adulten Tieren haftend, z.T. frei in der Probe vorliegend) waren mit  $116 \pm 147 \times 10^3$  Eiern  $m^{-2}$  (0–20 m) perennierend abundant. Ihre Anzahl stieg parallel zur Abundanz von **P. vulgaris** von  $0.5\text{--}20 \times 10^3$  Eiern  $m^{-2}$  im April und den

Tab. 32: Flächenbezogene Abundanz der Rotatorien-Familien in 0–100 m und 0–20 m Tiefe: Gewichteter Mittelwert der Zeitreihe von April bis Dezember (n=32); Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung ( $10^3$  Ind.  $m^{-2}$ ); Variationskoeffizient (%); Minimum-Maximum ( $10^3$  Ind.  $m^{-2}$ ) und Monat der minimalen bzw. maximalen Abundanz bzw. (-), wo diese nicht eindeutig sind. Prozentuale Anteile der Familien an der gesamten Rotatorien-Abundanz: Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung (%) sowie maximaler und minimaler Anteil.

Familie	mittlere Rotatorien-Abundanz über die Zeitreihe					Biomasseanteile	
	Tiefe (m)	Mw. $\pm$ Std. ( $10^3$ Ind. $m^{-2}$ )	Vk. (%)	Min.-Max. ( $10^3$ Ind. $m^{-2}$ )	Min.-Max. Monat	Mw. $\pm$ Std. (%)	Min.-Max. (%)
Synchaetidae	100	747 $\pm$ 537	71.9	48–2241	Apr.–Jun.	39.6 $\pm$ 16.5	14.9–72.9
	20	609 $\pm$ 460	75.5	47–2210	Apr.–Jun.	40.1 $\pm$ 15.5	18.2–79.1
Brachionidae	100	735 $\pm$ 258	35.1	179–1439	Apr.–Jun.	50.1 $\pm$ 15.2	25.4–74.6
	20	586 $\pm$ 213	36.3	122–1058	Apr.–Jun.	50.3 $\pm$ 14.5	19.4–70.9
Filiniidae	100	106 $\pm$ 94	88.6	17–529	Mai–Jul.	7.4 $\pm$ 5.1	1.0–18.9
	20	68 $\pm$ 51	75.0	6–245	Apr.–Okt.	6.4 $\pm$ 4.4	0.5–14.9
Gastropodidae	100	48 $\pm$ 60	125.6	0–229	Apr.–Aug.	2.5 $\pm$ 2.8	0.0–9.6
	20	44 $\pm$ 56	127.3	0–211	Apr.–Aug.	2.8 $\pm$ 3.1	0.0–10.9
Trichocercidae	100	3 $\pm$ 5	174.8	0–27	(-)–Jul.	0.2 $\pm$ 0.3	0.0–1.8
	20	3 $\pm$ 5	174.9	0–27	(-)–Jul.	0.2 $\pm$ 0.4	0.0–2.3
Conochilidae	100	4 $\pm$ 6	174.4	0–37	(-)–Jun.	0.2 $\pm$ 0.2	0.0–1.1
	20	3 $\pm$ 6	213.8	0–37	(-)–Jun.	0.2 $\pm$ 0.3	0.0–1.2
Testudinellidae	100	0.6 $\pm$ 1	191.1	0–4	(-)–Aug.	0.030 $\pm$ 0.056	0.0–0.2
	20	0.6 $\pm$ 1	200.8	0–4	(-)–Aug.	0.035 $\pm$ 0.071	0.0–0.2
Asplanchnidae	100	0.03 $\pm$ 0.2	600.0	0–1	(-)–Mai	0.003 $\pm$ 0.020	0.0–0.1
	20	0 $\pm$ 0	–	0–0	(-)–(-)	0.000 $\pm$ 0.000	0.0–0.0
Summe	100	1643 $\pm$ 748	45.5	245–3258	Apr.–Jun.	–	–
	20	1313 $\pm$ 640	48.8	175–2989	Apr.–Jun.	–	–



Tab. 33: Systematische Artenliste der Rotatorien-Biomasse: Angegeben sind die zeitgewichteten Mittelwerte der flächenbezogenen Biomassewerte für die Zeitreihe von April bis Dezember (n=32). Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung, Variationskoeffizient (%) sowie Minimum-Maximum ( $\text{mg C m}^{-2}$ ) der gesamten Wassersäule (0–100 m) und der euphotischen Zone (0–20 m).

Gruppe	Biomasse 0–100 m			Biomasse 0–20 m		
	Mw. $\pm$ Std. ( $\text{mg C m}^{-2}$ )	VK %	Min.–Max. $\text{mg C m}^{-2}$ )	Mw. $\pm$ Std. ( $\text{mg C m}^{-2}$ )	VK %	Min.–Max. ( $\text{mg C m}^{-2}$ )
Fam. Brachionidae						
<b>Keratella cochlearis</b>	5.6 $\pm$ 2.5	44.8	0.6–12.0	4.8 $\pm$ 2.3	48.4	0.5– 9.4
<b>K. cochlearis</b> Eier	0.4 $\pm$ 0.3	63.9	0.03– 1.4	0.3 $\pm$ 0.3	81.1	0.03– 1.4
<b>K. cochlearis f. tecta</b>	0.05 $\pm$ 0.04	93.3	0– 0.2	0.03 $\pm$ 0.04	121.2	0– 0.2
<b>K. coch. f. tecta</b> Eier	0.001 $\pm$ 0.007	569.2	0– 0.05	0.001 $\pm$ 0.007	569.2	0– 0.05
<b>K. hiemalis</b>	0.3 $\pm$ 0.3	108.9	0– 1.5	0.2 $\pm$ 0.2	104.5	0– 0.5
<b>K. hiemalis</b> Eier	0.008 $\pm$ 0.01	159.6	0– 0.06	0.006 $\pm$ 0.01	184.8	0– 0.06
<b>K. quadrata</b>	0.3 $\pm$ 0.4	106.9	0– 1.1	0.1 $\pm$ 0.2	113.8	0– 0.5
<b>K. quadrata</b> Eier	0.005 $\pm$ 0.01	264.2	0– 0.09	0.003 $\pm$ 0.007	271.2	0– 0.02
<b>Kellicottia longispina</b>	2.9 $\pm$ 2.7	93.0	0.3–10.5	2.0 $\pm$ 1.9	94.2	0.2– 6.6
<b>K. longispina</b> Eier	0.3 $\pm$ 0.3	105.5	0– 1.1	0.2 $\pm$ 0.2	103.2	0– 0.6
<b>Notholca caudata</b>	0.1 $\pm$ 0.2	179.3	0– 1.5	0.03 $\pm$ 0.06	225.9	0– 0.4
<b>N. caudata</b> Eier	0.0003 $\pm$ 0.002	950.0	0– 0.02	0 $\pm$ 0	0	0– 0
Fam. Trichocercidae						
<b>Trichocerca spec.</b>	0.05 $\pm$ 0.08	177.8	0– 0.4	0.05 $\pm$ 0.08	177.8	0– 0.4
Fam. Gastropodidae						
<b>Gastropus stylifer</b>	0.5 $\pm$ 0.5	104.2	0– 2.2	0.4 $\pm$ 0.5	106.1	0– 2.0
<b>Ascomorpha ecaudis</b>	0.008 $\pm$ 0.01	181.2	0– 0.06	0.008 $\pm$ 0.01	181.3	0– 0.06
<b>Ascomorpha ovalis</b>	0.5 $\pm$ 0.8	156.9	0– 2.9	0.5 $\pm$ 0.8	157.0	0– 2.7
Fam. Synchaetidae						
<b>Synchaeta cf. tremula</b>	1.6 $\pm$ 3.9	246.5	0–22.2	1.3 $\pm$ 3.9	298.6	0–22.1
<b>Synchaeta</b> Eier	0.1 $\pm$ 0.2	201.7	0– 1.1	0.1 $\pm$ 0.2	201.7	0– 1.1
<b>Polyarthra vulgaris</b>	14.3 $\pm$ 11.3	78.7	0.5–43.2	11.5 $\pm$ 8.6	74.9	0.4–28.6
<b>P. dolychoptera</b>	0.9 $\pm$ 0.5	55.3	0.4– 2.8	0.8 $\pm$ 0.5	58.0	0.3– 2.6
<b>P. major</b>	0.05 $\pm$ 0.05	105.9	0– 0.2	0.05 $\pm$ 0.05	113.0	0– 0.2
<b>P. spp.</b> Embryos/Eier	2.7 $\pm$ 3.3	119.9	0.01–16.6	2.5 $\pm$ 3.1	127.4	0.01–16.2
Fam. Asplanchnidae						
<b>Asplanchna cf. priodonta</b>	0.0006 $\pm$ 0.003	591.2	0– 0.02	0 $\pm$ 0	0	0– 0
Fam. Testudinellidae						
<b>Pompholyx sulcata</b>	0.006 $\pm$ 0.01	191.0	0– 0.04	0.005 $\pm$ 0.01	200.7	0– 0.04
Fam. Conochilidae						
<b>Conochilus unicornis</b>	0.05 $\pm$ 0.09	174.3	0– 0.5	0.04 $\pm$ 0.09	212.2	0– 0.5
Fam. Filiniidae						
<b>Filina terminalis</b>	2.4 $\pm$ 2.1	88.2	0.3–11.6	1.5 $\pm$ 1.2	78.0	0.1– 5.8
<b>F. terminalis</b> Eier	0.1 $\pm$ 0.1	77.4	0– 0.5	0.1 $\pm$ 0.09	86.7	0– 0.4
<b>F. opoliensis</b>	0.1 $\pm$ 0.2	129.1	0– 0.9	0.07 $\pm$ 0.07	98.5	0– 0.2

ersten beiden Maidekaden auf Werte von über  $500 \times 10^3$  Eiern  $\text{m}^{-2}$  in der zweiten Junidekade, wobei das Maximum von  $760 \times 10^3$  Eiern  $\text{m}^{-2}$  mit dem Maximum von **P. vulgaris** in 0–20 m zusammenfiel. Ab Ende Juli lagen die Abundanzen weitestgehend unter  $200 \times 10^3$  Eiern  $\text{m}^{-2}$ , ab November unter  $10 \times 10^3$  Eiern  $\text{m}^{-2}$ .

### 3.6.4 Brachionidae

Mit Abstand wichtigste Gattung dieser Familie (vgl. Abb. 42 und 43) war **Keratella**, diese erreichte bei einer durchschnittlichen Biomasse in den obersten 20 m von  $6 \pm 3 \text{ mg C m}^{-2}$  einen Biomasseanteil von  $24 \pm 7 \%$  (0–100 m:  $7 \pm 3 \text{ mg C m}^{-2}$   $23 \pm 9 \%$ ). Dies entsprach einer durchschnittlichen Abundanz (0–20 m) von  $480 \pm 220 \times 10^3$  Ind.  $\text{m}^{-2}$  ( $75\text{--}909 \times 10^3$  Ind.  $\text{m}^{-2}$ ; 0–100 m:  $576 \pm 232 \times 10^3$  Ind.  $\text{m}^{-2}$ ,  $81\text{--}1184 \times 10^3$  Ind.  $\text{m}^{-2}$ ).

Wichtigste Art der Gattung war **Keratella cochlearis**, welche in 0–20 m mit  $460 \pm 223 \times 10^3$  Ind.  $\text{m}^{-2}$  einen durchschnittlichen Anteil von  $36.5 \pm 10.2 \%$  an der Rotatorien-Abundanz hatte (in 0–100 m:  $536 \pm 240 \times 10^3$  Ind.  $\text{m}^{-2}$  entsprechend  $34.5 \pm 11.8 \%$ ). Von April bis Ende Mai lagen die Abundanzen (0–100 m) von **Keratella cochlearis**, bei stetig steigender Tendenz, unterhalb von  $400 \times 10^3$  Ind.  $\text{m}^{-2}$ , von Ende Mai bis Ende Oktober bewegten sich die Werte zwischen  $400$  und knapp  $1200 \times 10^3$  Ind.  $\text{m}^{-2}$ , um im Dezember wieder unter  $400 \times 10^3$  Ind.  $\text{m}^{-2}$  zu fallen. Das Maximum von  $1142 \times 10^3$  Ind.  $\text{m}^{-2}$  wurde Anfang Juli, ein Nebenmaximum von  $905$  Ende Oktober ausgebildet. Obwohl die durchschnittlichen Abundanzen in 0–8 m und 8–20 m nahezu identisch waren ( $27 \pm 19$  Ind.  $\text{l}^{-1}$  in 0–8 m;  $21 \pm 16$  Ind.  $\text{l}^{-1}$  in 8–20 m;  $5 \pm 4$  Ind.  $\text{l}^{-1}$  in 20–30 m) unterlagen die Abundanzen von **K. cochlearis** einer dynamischen Entwick-

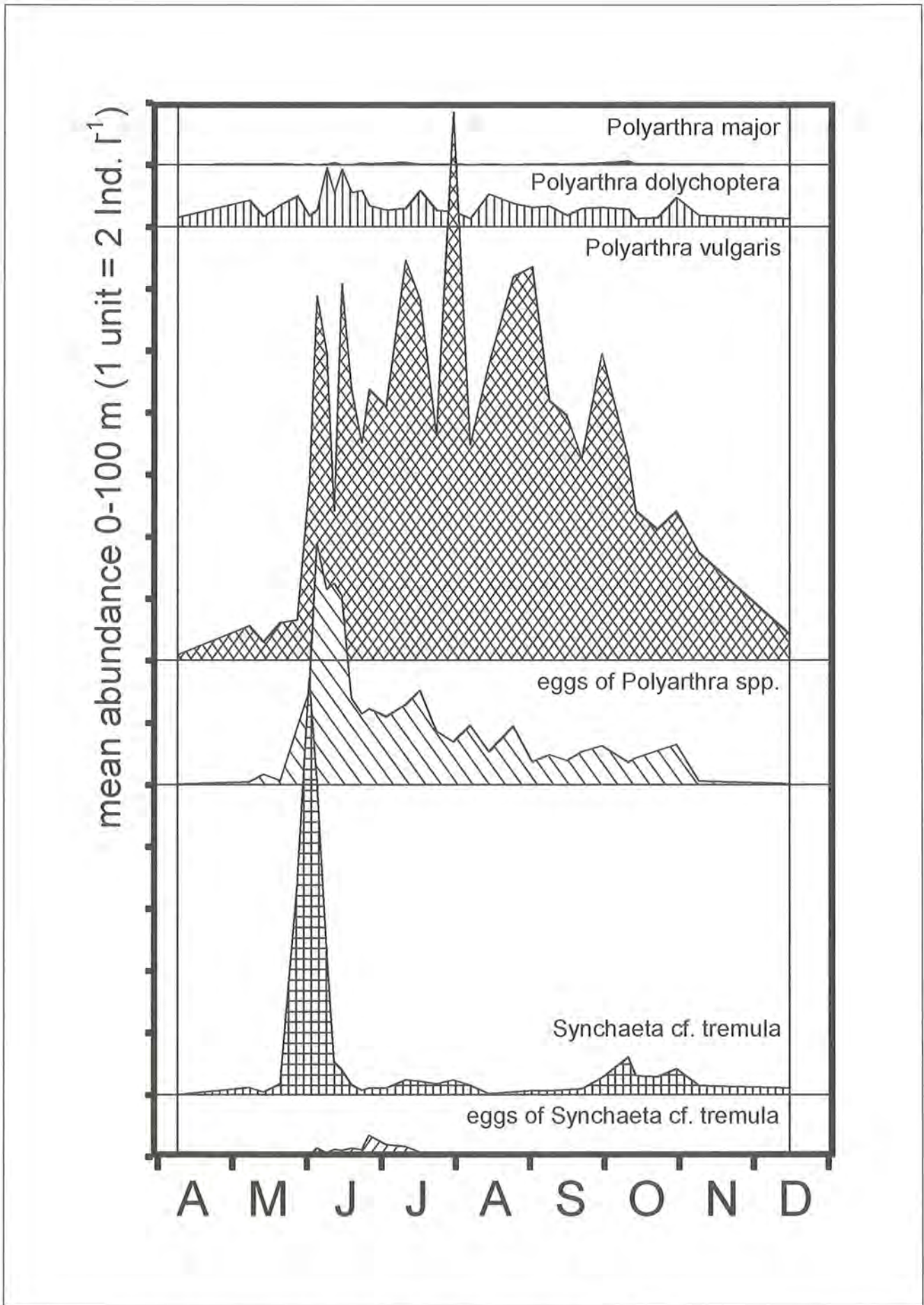


Abb. 40: Rotatorien, Familie Synchaetidae 0-100 m: Mittlere Abundanz (1 Skt.=2 Ind. l<sup>-1</sup> oder als flächenbezogene Abundanz 1 Skt.=0.2 x 10<sup>6</sup> Ind. m<sup>-2</sup>).



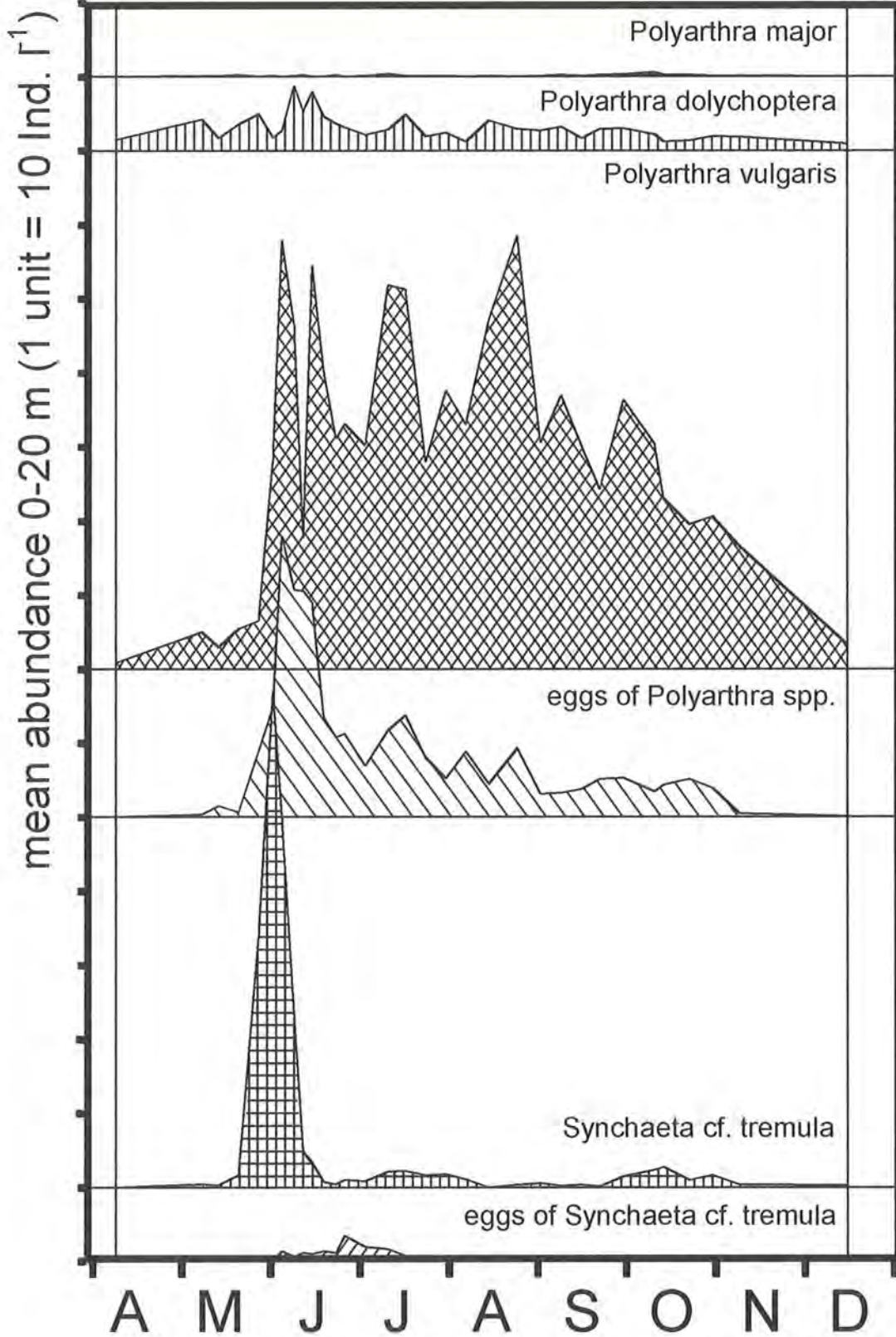


Abb. 41: Rotatorien, Familie Synchaetidae 0-20 m: Mittlere Abundanz (1 Skt.=10 Ind. l<sup>-1</sup> oder als flächenbezogene Abundanz 1 Skt.=0.2 x 10<sup>6</sup> Ind. m<sup>-2</sup>).

Tab. 34: Systematische Artenliste der Rotatorien-Abundanz: Angegeben sind die zeitgewichteten Mittelwerte der flächenbezogenen Abundanzwerte für die Zeitreihe von April bis Dezember (n=32). Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung, Variationskoeffizient (%) sowie Minimum-Maximum ( $\text{mg C m}^{-2}$ ) der gesamten Wassersäule (0–100 m) und der euphotischen Zone (0–20 m).

Gruppe	Abundanz 0–100 m			Abundanz 0–20 m		
	Mw. $\pm$ Std. ( $10^3$ Ind. $\text{m}^{-2}$ )	VK %	Min.–Max. ( $10^3$ Ind. $\text{m}^{-2}$ )	Mw. $\pm$ Std. ( $10^3$ Ind. $\text{m}^{-2}$ )	VK %	Min.–Max. ( $10^3$ Ind. $\text{m}^{-2}$ )
Fam. Brachionidae						
<b>Keratella cochlearis</b>	536 $\pm$ 240	44.8	56–1142	460 $\pm$ 223	48.4	50– 892
<b>K. cochlearis</b> Eier	33 $\pm$ 21	63.9	2– 105	26 $\pm$ 21	81.1	2– 105
<b>K. cochlearis f. tecta</b>	5 $\pm$ 4	93.3	0– 21	3 $\pm$ 4	121.2	0– 21
<b>K. cochlearis tecta</b> Eier	0.09 $\pm$ 0.5	569.2	0– 4	0.09 $\pm$ 0.5	569.2	0– 4
<b>K. hiemalis</b>	16 $\pm$ 17	108.9	0– 79	8 $\pm$ 9	104.5	0– 28
<b>K. hiemalis</b> Eier	0.5 $\pm$ 0.8	159.6	0– 4	0.4 $\pm$ 0.8	184.8	0– 4
<b>K. quadrata</b>	20 $\pm$ 22	106.9	0– 65	9 $\pm$ 10	113.8	0– 30
<b>K. quadrata</b> Eier	0.3 $\pm$ 0.7	264.2	0– 5	0.1 $\pm$ 0.4	271.2	0– 1
<b>Kellicottia longispina</b>	152 $\pm$ 141	93.0	15– 548	104 $\pm$ 98	94.2	10– 346
<b>K. longispina</b> Eier	18 $\pm$ 19	105.5	0– 59	11 $\pm$ 11	103.2	0– 36
<b>Notholca caudata</b>	7 $\pm$ 13	179.3	0– 83	2 $\pm$ 3	225.9	0– 20
<b>N. caudata</b> Eier	0.01 $\pm$ 0.1	950.0	0– 1	0 $\pm$ 0	0	0– 0
Fam. Trichocercidae						
<b>Trichocerca spec.</b>	3 $\pm$ 5	177.8	0– 27	3 $\pm$ 5	177.8	0– 27
Fam. Gastropodidae						
<b>Gastropus stylifer</b>	20 $\pm$ 20	104.2	0– 87	17 $\pm$ 19	106.1	0– 79
<b>Ascomorpha ecaudis</b>	0.7 $\pm$ 1.2	181.2	0– 5	0.7 $\pm$ 1.2	181.3	0– 5
<b>Ascomorpha ovalis</b>	28 $\pm$ 43	156.9	0– 152	26 $\pm$ 41	157.0	0– 143
Fam. Synchaetidae						
<b>Synchaeta cf. tremula</b>	96 $\pm$ 236	246.5	0–1343	80 $\pm$ 238	298.6	0–1339
<b>Synchaeta</b> Eier	6 $\pm$ 12	201.7	0– 69	6 $\pm$ 12	201.7	0– 69
<b>Polyarthra vulgaris</b>	586 $\pm$ 462	78.7	19–1771	473 $\pm$ 354	74.9	17–1170
<b>P. dolychoptera</b>	63 $\pm$ 35	55.3	25– 192	54 $\pm$ 32	58.0	17– 176
<b>P. major</b>	3 $\pm$ 3	105.9	0– 11	2 $\pm$ 3	113.0	0– 11
<b>P. spp.</b> Embryos/Eier	128 $\pm$ 154	119.9	1– 779	116 $\pm$ 147	127.4	1– 760
Fam. Asplanchnidae						
<b>Asplanchna spec.</b>	0.03 $\pm$ 0.2	591.2	0– 1	0 $\pm$ 0	0	0– 0
Fam. Testudinellidae						
<b>Pompholyx sulcata</b>	0.6 $\pm$ 1.1	191.0	0– 4	0.5 $\pm$ 1.1	200.7	0– 4
Fam. Conochilidae						
<b>Conochilus unicornis</b>	4 $\pm$ 6	174.3	0– 37	3 $\pm$ 6	212.2	0– 37
Fam. Filiniidae						
<b>Filina terminalis</b>	100 $\pm$ 89	88.2	13–488	65 $\pm$ 51	78.0	6– 243
<b>F. terminalis</b> Eier	5 $\pm$ 4	77.4	0– 20	4 $\pm$ 4	86.7	0– 19
<b>F. opoliensis</b>	6 $\pm$ 7	129.1	0– 41	3 $\pm$ 3	98.5	0– 9

lung: Bis Ende Mai lagen in allen drei Tiefenstufen weniger als 30 Ind.  $\text{l}^{-1}$  vor, von Ende Mai bis Mitte Juli stiegen die Abundanzen in 0–8 m über 30 Ind.  $\text{l}^{-1}$ , wobei die absolute Maximalkonzentration von 91 Ind.  $\text{l}^{-1}$  bereits Anfang Juni erreicht wurde, zu dieser Zeit lagen die Abundanzen in 8–20 m und 20–30 m unter 20 Ind.  $\text{l}^{-1}$  bzw. unter 5 Ind.  $\text{l}^{-1}$ . Von Mitte Juli bis Mitte Oktober kehrten sich die Verhältnisse um, die Abundanzen in 0–8 m lagen nun weitgehend unter 20 Ind.  $\text{l}^{-1}$  und in 8–20 m darüber, von Mitte August bis Ende Oktober waren in 8–20 m mehr als 30 Ind.  $\text{l}^{-1}$  abundant, das Maximum in dieser Tiefenstufe 54 Ind.  $\text{l}^{-1}$  wurde Ende Oktober ausgebildet. Im November und Dezember glichen sich die Konzentrationen in den drei Tiefenstufen wieder zunehmend an einander an. Im Dezember lagen in den obersten 30 m des Sees 8–15 Ind.  $\text{l}^{-1}$  und damit

nur unwesentlich mehr, als im April (1–5 Ind.  $\text{l}^{-1}$ ) vor. **K. cochlearis** trug perennierend Eier (meist über  $30 \times 10^3$  Eier  $\text{m}^{-2}$ ), besonders aber von Juni bis August. Drei weitere Arten der Gattung **Keratella**, **K. hiemalis**, **K. quadrata** und **K. cochlearis forma tecta** waren mit durchschnittlichen Biomasseanteilen unter 2 % von untergeordneter Bedeutung. **K. cochlearis forma tecta** trat mit durchschnittlich  $5 \pm 4 \times 10^3$  Ind.  $\text{m}^{-2}$  in Erscheinung, wobei höhere Abundanzen ( $>10 \times 10^3$  Ind.  $\text{m}^{-2}$ ) besonders in der ersten Junihälfte (in dieser Zeit auch Eier der Art), aber auch Ende Oktober auftraten. **K. hiemalis** und **K. quadrata** waren bei Durchschnittswerten von  $16 \pm 17 \times 10^3$  Ind.  $\text{m}^{-2}$  bzw.  $20 \pm 22 \times 10^3$  Ind.  $\text{m}^{-2}$  besonders in der ersten Jahreshälfte vertreten. Im Mai und Juni war **K. quadrata** mit mehr als  $30 \times 10^3$  Ind.  $\text{m}^{-2}$ , bis Ende Juli noch mit mehr als  $10 \times 10^3$  Ind.  $\text{m}^{-2}$



vertreten, und ab August fielen die Abundanzen unter  $10 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$ ,  $1-5 \times 10^3 \text{ Eier m}^{-2}$  traten besonders in der zweiten Junihälfte auf. **K. hiemalis** war bis Ende Juni mit mehr als  $10 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  vertreten, ab Juli lagen weniger als 10 zumeist weniger als  $5 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  der Art vor. Bis zu  $4 \times 10^3 \text{ Eier m}^{-2}$  dieser Art wurden das ganze Jahr über, besonders aber in der ersten Jahreshälfte gefunden.

**Kellicottia longispina** war eine der wichtigsten Rotatorienarten des Königssees, die in 8–20 m gleiche bis höhere durchschnittliche Abundanzen als in 0–8 m erreichte ( $5 \pm 5 \text{ Ind. l}^{-1}$  in 0–8 m;  $5 \pm 6 \text{ Ind. l}^{-1}$  in 8–20 m;  $2 \pm 3 \text{ Ind. l}^{-1}$  in 20–30 m). Im April und Mai stimmten die Konzentrationen in 0–8 m und 8–20 m überein, dann überstiegen die Abundanzen in 8–20 m von Juni bis Ende September (Stratifikationsphase) jene in 0–8 m, und von Oktober bis Dezember waren die Abundanzen in 0–8 m Tiefe geringfügig höher als in 8–20 m.

**K. longispina** war im Jahresdurchschnitt mit  $152 \pm 141 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  in 0–100 m abundant und erreichte damit einen Biomasseanteil von  $12.1 \pm 12.1 \%$ . Bis Mitte Juli bewegten sich die Abundanzen dieser Art im Bereich von etwa  $200 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$ , fielen dann bis Ende September unter  $50 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$ , um von Oktober bis Dezember noch einmal auf etwa  $100 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  anzuheben.

Im Mai und Juni lagen mehr als  $20 \times 10^3 \text{ Eier m}^{-2}$  von **K. longispina** vor (maximal knapp  $60 \times 10^3 \text{ Eier m}^{-2}$ ), später wurden Eizahlen von  $10 \times 10^3 \text{ m}^{-2}$  nur noch selten erreicht.

**Notholca caudata** war von Ende Juli bis Dezember in neun von 15 Probenreihen mit zumeist weniger als  $7 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  vertreten. In der vorhergehenden Zeit war die Art allerdings stets präsent, und Mitte Juni sowie von Ende Juni bis Ende Juli traten mehr als  $10 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  auf. Als Mitte Juni das Maximum von knapp  $90 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  vorlag, wurden auch Eier dieser Art gefunden.

### 3.6.5 Filiniidae

Neben den Synchaetidae und den Brachionidae erreichte nur die Familie Filiniidae (vgl. Abb. 44 und 45) einen durchschnittlichen Biomasseanteil von annähernd 10 %. Von den beiden Arten der Familie erreichte die häufigere, **Filinia terminalis**, einen durchschnittlichen Biomasseanteil von  $8.7 \pm 6.1 \%$ .

**F. terminalis** war besonders in der Tiefenstufe 8–20 m abundant, die Abundanzen in 0–8 m und in 20–30 m lagen um den Faktor vier bis fünf niedriger ( $1 \pm 2 \text{ Ind. l}^{-1}$  in 0–8 m;  $5 \pm 4 \text{ Ind. l}^{-1}$  in 8–20 m;  $2 \pm 2 \text{ Ind. l}^{-1}$  in 20–30 m). In den obersten 20 m bewegten sich die Abundanzen von **F. terminalis** den größten Teil des Jahres, bei leicht steigender Tendenz, zwischen 10 und  $90 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$ . Extremwerte von  $190-250 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  traten im Oktober auf. Hohe Abundanzen in 20–30 m brachten bei den über 0–100 m kumulierten Werten einen Jahresmaximalwert von  $488 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  Anfang Juli und  $169 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  Anfang Mai. Bis zu  $20 \times 10^3 \text{ Eier m}^{-2}$  von **F. terminalis** waren in der gesamten Wassersäule, ab-

gesehen von der zweiten Maihälfte, perennierend abundant.

**F. opoliensis** war mit durchschnittlich  $6 \pm 7 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  vertreten, von denen  $3 \pm 3$  auf die obersten 20 m entfielen. Dies entsprach mittleren Biomasseanteilen von  $0.5 \pm 0.7 \%$  bzw.  $0.5 \pm 0.5$ . Die Art trat ohne erkennbare saisonale Präferenz in 19 von 32 Proben über den ganzen Untersuchungszeitraum verteilt auf.

### 3.6.6 Gastropodidae

Von Mitte August bis Mitte Oktober hatte die Familie Gastropodidae (vgl. Abb. 44 und 45) einen Biomasseanteil von fünf bis knapp 10 %. In der restlichen Zeit lag der Anteil dieser Familie zumeist deutlich unter 2 %. Dieser zeitweise hohe Biomasseanteil wurde in erster Linie von **Ascomorpha ovalis** getragen, welche nahezu ausschließlich in diesem Zeitraum und mit bis zu  $153 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  auftrat. **A. ovalis** trat bevorzugt im oberflächennahen Bereich auf, hier lagen die mittleren Abundanzen um den Faktor 6 über denen in 8–20 m und 20 mal höher als in 20–30 m Tiefe ( $2.7 \pm 4.5 \text{ Ind. l}^{-1}$  in 0–8 m;  $0.4 \pm 0.6 \text{ Ind. l}^{-1}$  in 8–20 m;  $0.1 \pm 0.2 \text{ Ind. l}^{-1}$  in 20–30 m).

Ebenfalls bevorzugt im Herbst trat **Gastropus stylifer** auf, bei einer mittleren Abundanz von  $20 \pm 20 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  und einem Maximalwert von  $87 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$ , erreichte diese Art allerdings nur einen durchschnittlichen Biomasseanteil von  $1.2 \pm 1.1 \%$  und  $4.2 \%$  im Maximum. Von Mitte August bis Mitte Oktober war **G. stylifer** mit beinahe durchgängig mehr als  $40 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  vertreten, während in der restlichen Zeit zumeist deutlich weniger als  $20 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  vorlagen.

**Ascomorpha ecaudis**, die dritte Art der Familie, war besonders im Juni und Juli abundant, trat aber auch Mitte Oktober noch einmal in Erscheinung. Mit Abundanzen stets unter  $5 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  erreichte diese Art jedoch nur einen Biomasseanteil von  $0.02 \pm 0.03 \%$ .

### 3.6.7 Verschiedene Rotatorien-Familien

**Conochilus unicornis** war mit geringen Abundanzen nahezu perennierend (in 25 von 32 Probenreihen) abundant. Anfang Juni bildete die Art mit  $37.0 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  ein Maximum aus, und auch Ende Juni und Mitte Juli war **C. unicornis** mit  $10-20 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  vertreten. Ansonsten war die Abundanz dieser Art stets kleiner als  $10 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  und nur selten größer als  $5 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$ . Der jahresdurchschnittliche Biomasseanteil war mit  $0.1 \pm 0.2 \%$ , im Maximum knapp 1 %, gering.

**Pompholyx sulcata** war mit bis zu  $4 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$ , im Mittel aber mit  $0.6 \pm 1.1 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  besonders im Juli und August vertreten.

Eine nicht weiter identifizierte **Trichocerca**-Art trat ab der zweiten Julihälfte (zu Beginn mit 10 bis  $30 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$ , ab August nur noch mit weniger als  $10 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$ ) auf.

**Asplanchna c.f. priodonta** lag als Einzelfund gegen Ende Mai vor. Weitere Einzelfund in der zur Größenvermessung verwendeten Mischprobe, **Conochilus hippocrepis** und **Mytilina mucronata**, konnten keiner bestimmten Jahreszeit zugeordnet werden.

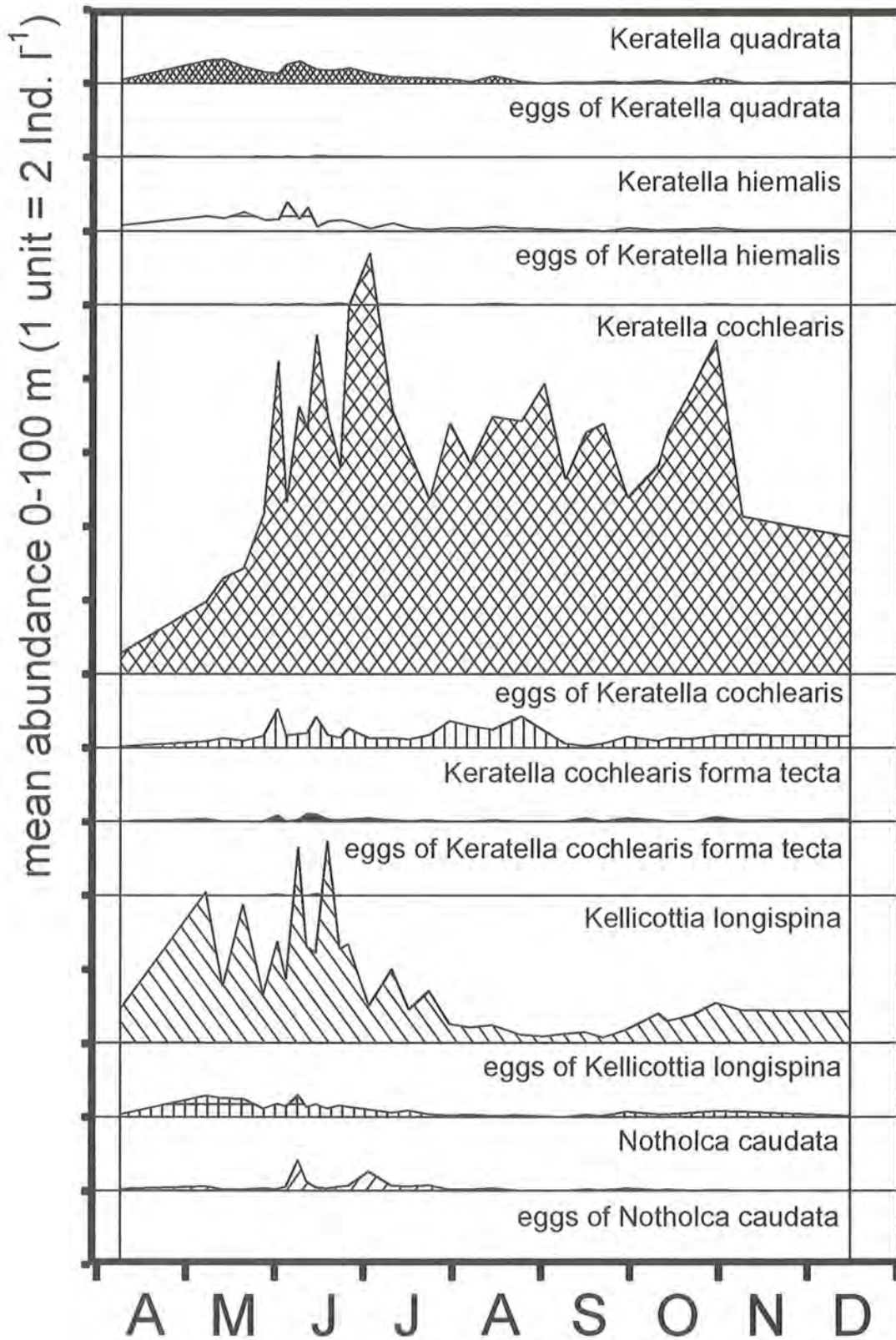


Abb. 42: Rotatorien, Familie Brachionidae 0-100 m: Mittlere Abundanz (1 Skt.=2 Ind. l<sup>-1</sup> oder als flächenbezogene Abundanz 1 Skt.= 0.2 x 10<sup>6</sup> Ind. m<sup>-2</sup>).



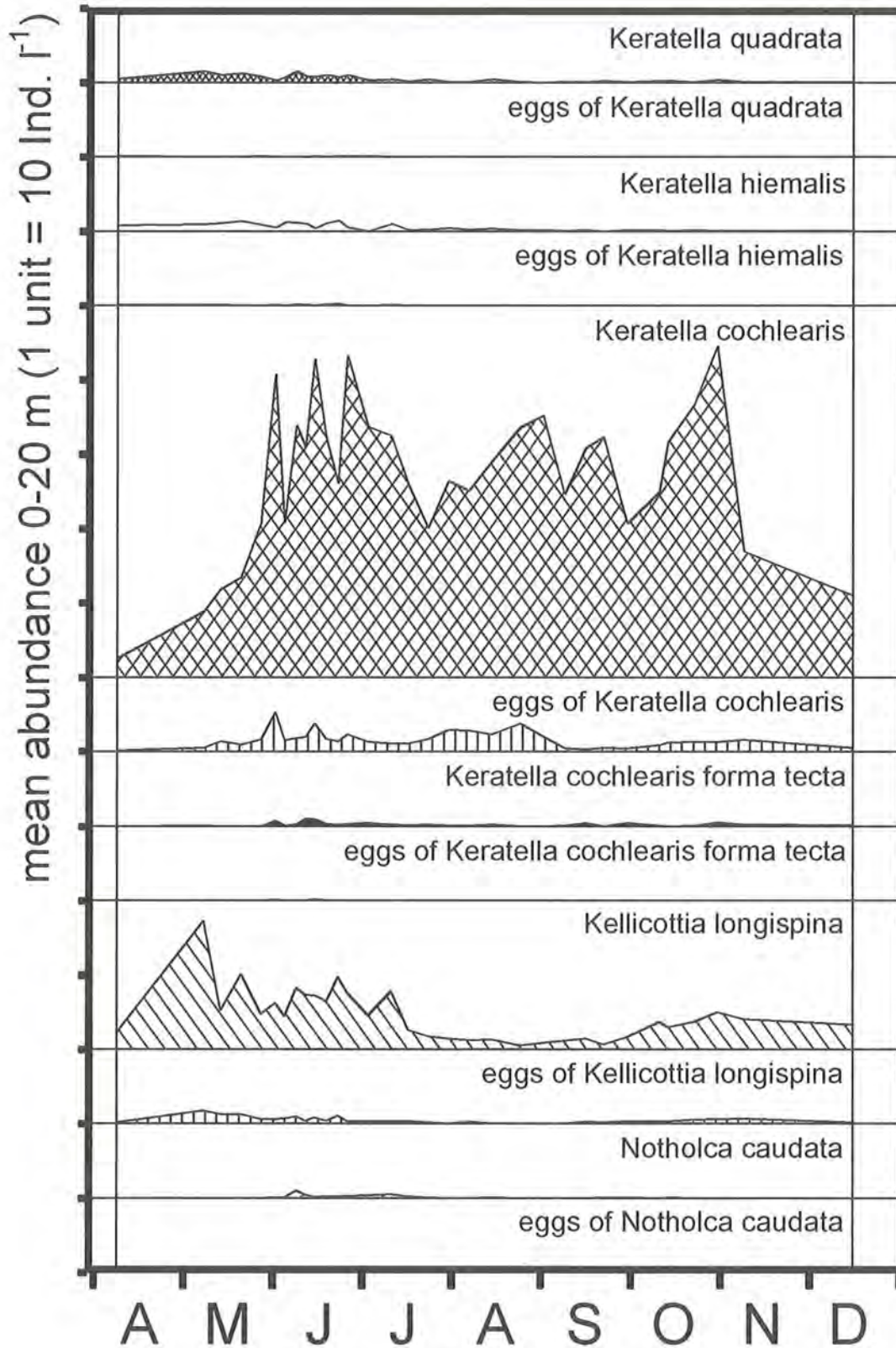


Abb. 43: Rotatorien, Familie Brachionidae 0-20 m: Mittlere Abundanz (1 Skt.=10 Ind. l<sup>-1</sup> oder als flächenbezogene Abundanz 1 Skt.= 0.2 x 10<sup>6</sup> Ind. m<sup>-2</sup>).

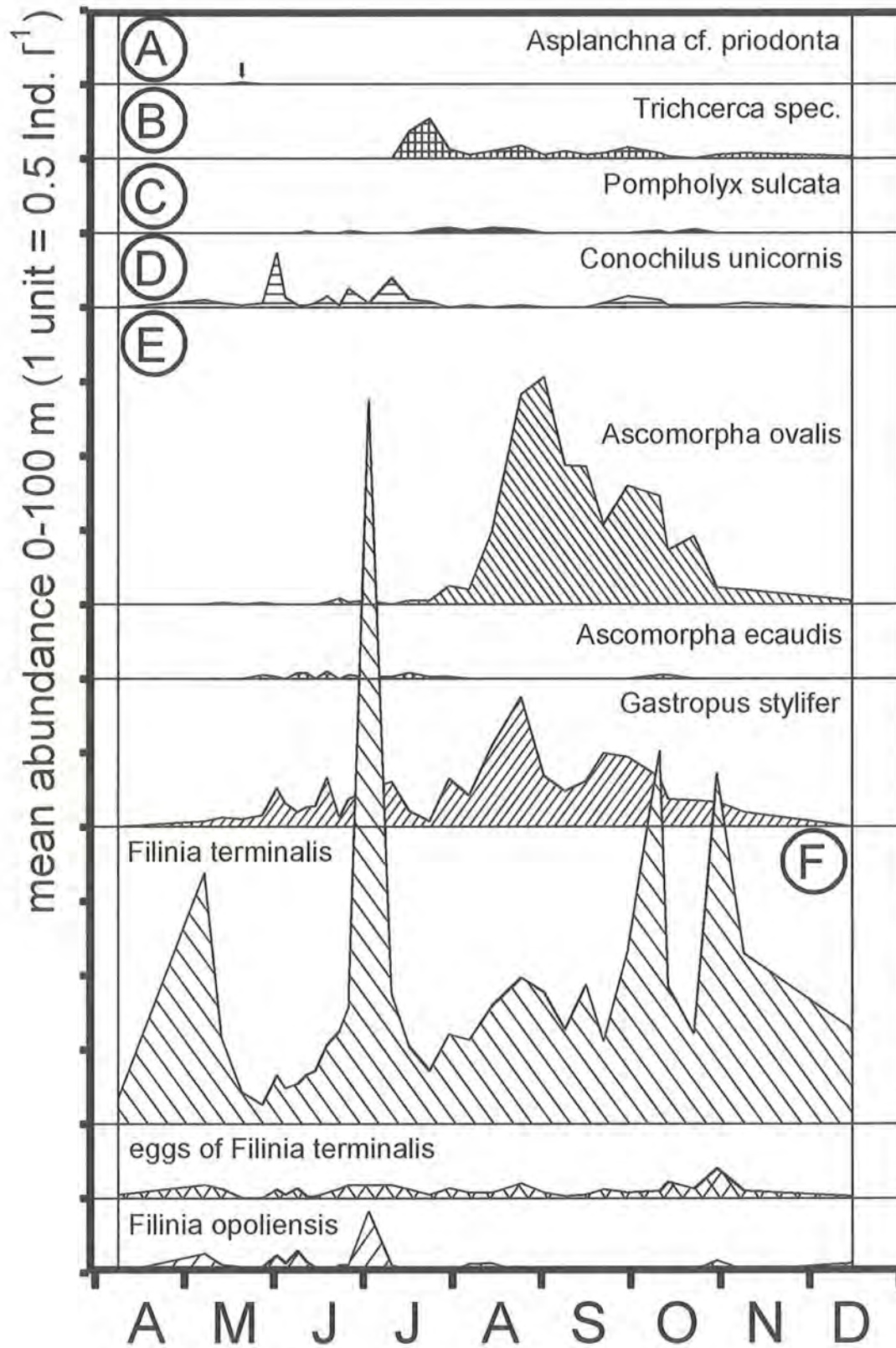


Abb. 44: Rotatorien, Familien Asplanchnidae (A), Trichocercidae (B), Testudinellidae (C), Conochilidae (D), Gastropodidae (E) und Filinidae (F) 0-100 m: Mittlere Abundanz (1 Skt.=0.5 Ind. l<sup>-1</sup> oder als flächenbezogene Abundanz 1 Skt.=50 x 10<sup>3</sup> Ind. m<sup>-2</sup>).



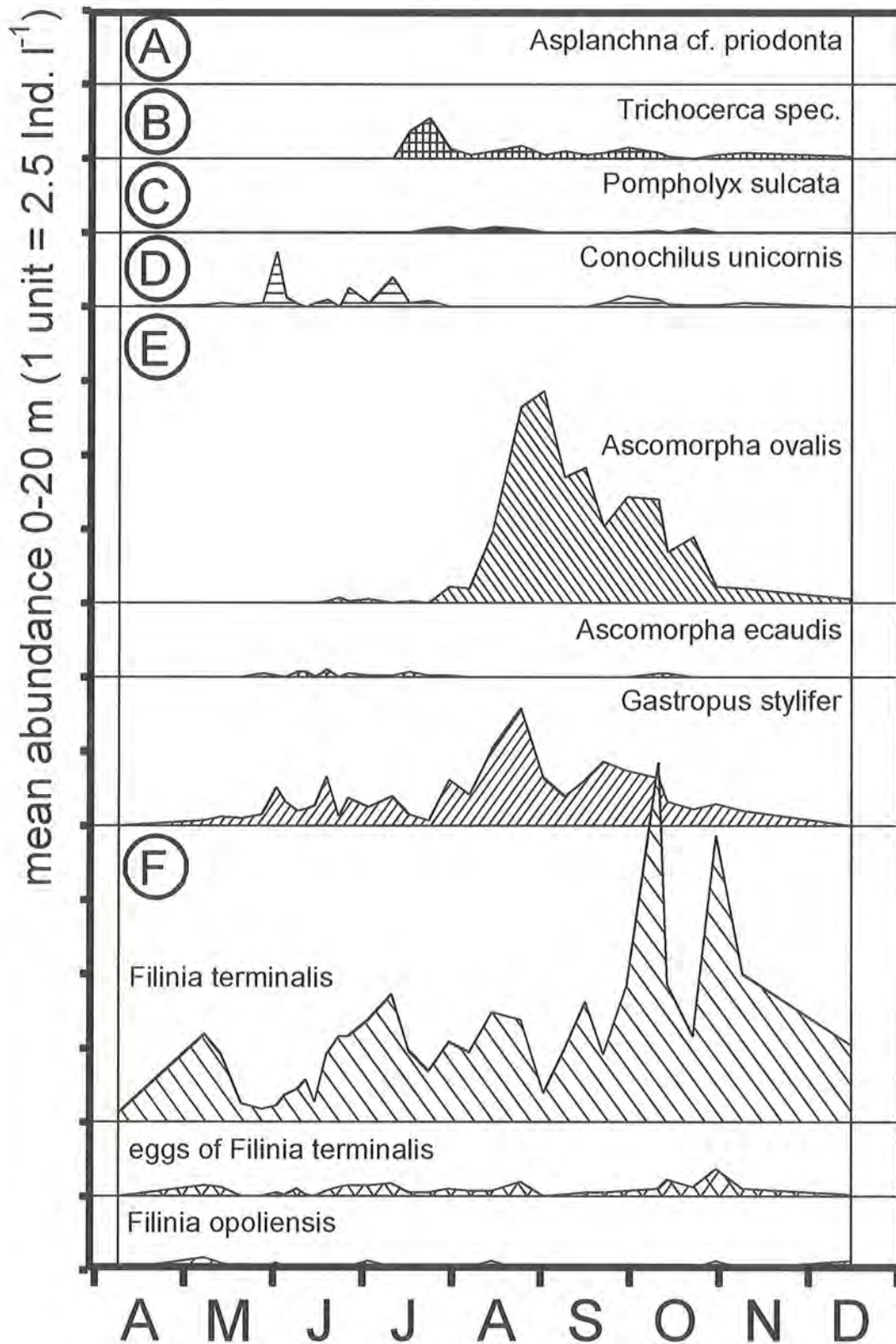


Abb. 45: Rotatorien, Familien Asplanchnidae (A), Trichocercidae (B), Testudinellidae (C), Conochilidae (D), Gastropodidae (E) und Filinidae (F) 0-20 m: Mittlere Konzentration (1 Skt.=2.5 Ind. l<sup>-1</sup> oder als flächenbezogene Abundanz 1 Skt.=50 x 10<sup>3</sup> Ind. m<sup>-2</sup>).

### 3.7 Crustaceen, Abundanz und Biomasse

Im folgenden wird zunächst die Crustaceengesellschaft des Königssees in ihrer Gesamtheit vorgestellt, sodann wird, getrennt nach Copepoden und Cladoceren, auf die Populationsdynamik der einzelnen Arten eingegangen.

#### 3.7.1 Gesamtbio­masse und -abundanz

Die planktische Crustaceen-Gesellschaft des Königssees setzte sich 1992 aus fünf Arten zusammen: einer cyclopiden (**Cyclops abyssorum**) und einer calanoiden (**Arctodiaptomus alpinus**) Copepodenart sowie drei Cladocerenarten (**Bosmina longispina**, **Daphnia hyalina** und **Ceriodaphnia quadrangula**). Von diesen traten **C. abyssorum** und **B. longispina** perennierend auf.

Die Gesamtbio­masse der Crustaceen (vgl. Tab. 35 sowie Abb. 46 und 48) bewegte sich zwischen minimal 0.4 g C m<sup>-2</sup> und maximal 2.9 g C m<sup>-2</sup> um einen Mittelwert von 1.4 g C m<sup>-2</sup>. Bei einem Variationskoeffizienten von 43.1 % war die Entwicklung äußerst ausgeglichen. Schwach ausgeprägte Peaks (175 % bzw. 150 % des Mittelwerts) zeigte die Bio­masse der Crustaceengesellschaft zum einen im Spätsommer, als die Cladoceren ihre Hauptentwicklung hatten (diese bildeten am 2. September mit 2266 mg C m<sup>-2</sup> 79.1 % von gesamt 2866 mg C m<sup>-2</sup>) und zum anderen Anfang Mai, als beide Copepodenarten ihr Jahresmaximum ausprägten (diese bildeten am 08. Mai mit 1990 mg C m<sup>-2</sup> 92.0 % von gesamt 2262 mg C m<sup>-2</sup>).

Die durchschnittliche Bio­masse der Copepoden lag mit 909±461 mg C m<sup>-2</sup> (Minimum-Maximum 321–1990 mg C m<sup>-2</sup>) beinahe doppelt so hoch wie die der Cladoceren 509±547 mg C m<sup>-2</sup> (Minimum-Maximum 57–2266 mg C m<sup>-2</sup>). Im Jahresdurchschnitt hatten die Copepoden einen Bio­masseanteil von 68.7±23.3 % (Minimum-Maximum 20.9–93.5 %) und die Cladoceren von 31.3±23.3 % (Minimum-Maximum 6.5–79.1 %). Der Anteil der Cladoceren lag meist unter 20 % der Crustaceen-Bio­masse, und nur von Mitte Juli bis Mitte Oktober überstiegen sie 40 % und erreichten Ende August/Anfang September knapp 80 %. Der in dieser Zeit verringerte Anteil der Copepoden wurde nur durch die erhöhte Cladoceren-Bio­masse, nicht durch einen Rückgang der Copepoden-Bio­masse bewirkt.

Die Gesamtabundanz des Crustaceen-Planktons (vgl. Abb. 47) bewegte sich zwischen minimal 245 10<sup>3</sup> Ind. m<sup>-2</sup> im Mai und maximal 1287 10<sup>3</sup> Ind. m<sup>-2</sup> im Oktober um einen Mittelwert von 714 10<sup>3</sup> Ind. m<sup>-2</sup>. Dies entspricht einer mittleren Konzentration von 7 Ind. l<sup>-1</sup> in der gesamten Wassersäule bzw. 36 Ind. l<sup>-1</sup> in den obersten 20 m. Die Copepoden stellten im Durchschnitt drei Viertel der Gesamtabundanz (74.4±20.1 %; Minimum-Maximum 29.1–96.2 %), die Cladoceren ein Viertel (25.6±20.1 %; Minimum-Maximum 3.8–70.9 %).

#### 3.7.2 Copepoden

Die ausgeglichene Entwicklung der Gesamtbio­masse der Crustaceen wurde in erster Linie durch die außergewöhnlich konstante Bio­masse von **Cyclops abyss-**

Tab. 35: Flächenbezogene Crustaceen-Bio­masse 0–100 m: Angegeben sind die zeitgewichteten Mittelwerte der flächenbezogenen Bio­massewerte für die Zeitreihe von April bis Dezember (n=32). Mittelwerte ± Standardabweichung (mg C m<sup>-2</sup>), Variationskoeffizient (%) sowie Minimum-Maximum (mg C m<sup>-2</sup>). Prozentualer Anteil der Arten an der gesamten Crustaceen-Bio­masse, Mittelwert ± Standardabweichung (%) sowie maximaler und minimaler Anteil.

Art	mittlere Crustaceen-Bio­masse über die Zeitreihe				Bio­masseanteile	
	Mw.±Std. (mg C m <sup>-2</sup> )	Vk. (%)	Min.–Max. (mg C m <sup>-2</sup> )	Min.–Max. (Monat)	Mw.±Std. (%)	Min.–Max. (%)
<b>Cyclops abyssorum</b>	781.5±347.1	44.4	257.7–1566.0	Apr.–Mai	60.4±21.3	19.7–91.1
<b>Bosmina longispina</b>	265.3±273.0	102.9	46.9–1293.5	Mai–Sep.	17.0±11.1	4.5–45.1
<b>Daphnia hyalina</b>	145.4±207.1	142.5	0.0– 671.7	Apr.–Okt.	8.6±10.6	0.0–33.2
<b>Arctodiaptomus alpinus</b>	127.3±143.6	112.8	0.8– 423.6	Dez.–Mai	8.4± 8.2	0.1–22.4
<b>Ceriodaphnia quadrangula</b>	98.3±148.3	150.9	0.0– 608.4	Okt.–Aug.	5.7± 7.4	0.0–26.7
Summe Crustaceen	1417.8±611.6	43.1	381.8–2865.9	Apr.–Sep.	–	–

Tab. 36: Abundanzen der Entwicklungsstadien von **Cyclops abyssorum**: Gewichteter Mittelwert (10<sup>3</sup> Ind. m<sup>-2</sup>), Variationskoeffizient (%), Maximum und Minimum (10<sup>3</sup> Ind. m<sup>-2</sup>) und Monat maximaler bzw. minimaler Abundanz.

Stadium <b>Cyclops abyssorum</b>	Mw.±Std. (10 <sup>3</sup> Ind. m <sup>-2</sup> )	Vk. (%)	Min.–Max. (10 <sup>3</sup> Ind. m <sup>-2</sup> )	Min.–Max. (Monat)
a) Copepodite I-V	195.7±130.4	66.6	40.3– 477.2	Juli–Mai
b) adulte Männchen	38.2± 33.8	88.5	5.3– 124.4	Apr.–Mai
c) adulte Weibchen (incl. d)	15.1± 10.9	71.9	3.3– 50.5	Dez.–Okt.
d) eitragende adulte Weibchen	4.2± 5.0	119.3	0.0– 20.7	Mai–Okt.
e) Eier	47.0± 55.3	117.7	0.0– 233.1	Mai–Okt.
f) Naupliustarven I-VI	227.9±208.5	91.5	10.8– 808.2	Mai–Okt.
g) Summe (ohne Eier)	476.9±251.3	52.7	143.7–1163.1	Apr.–Okt.



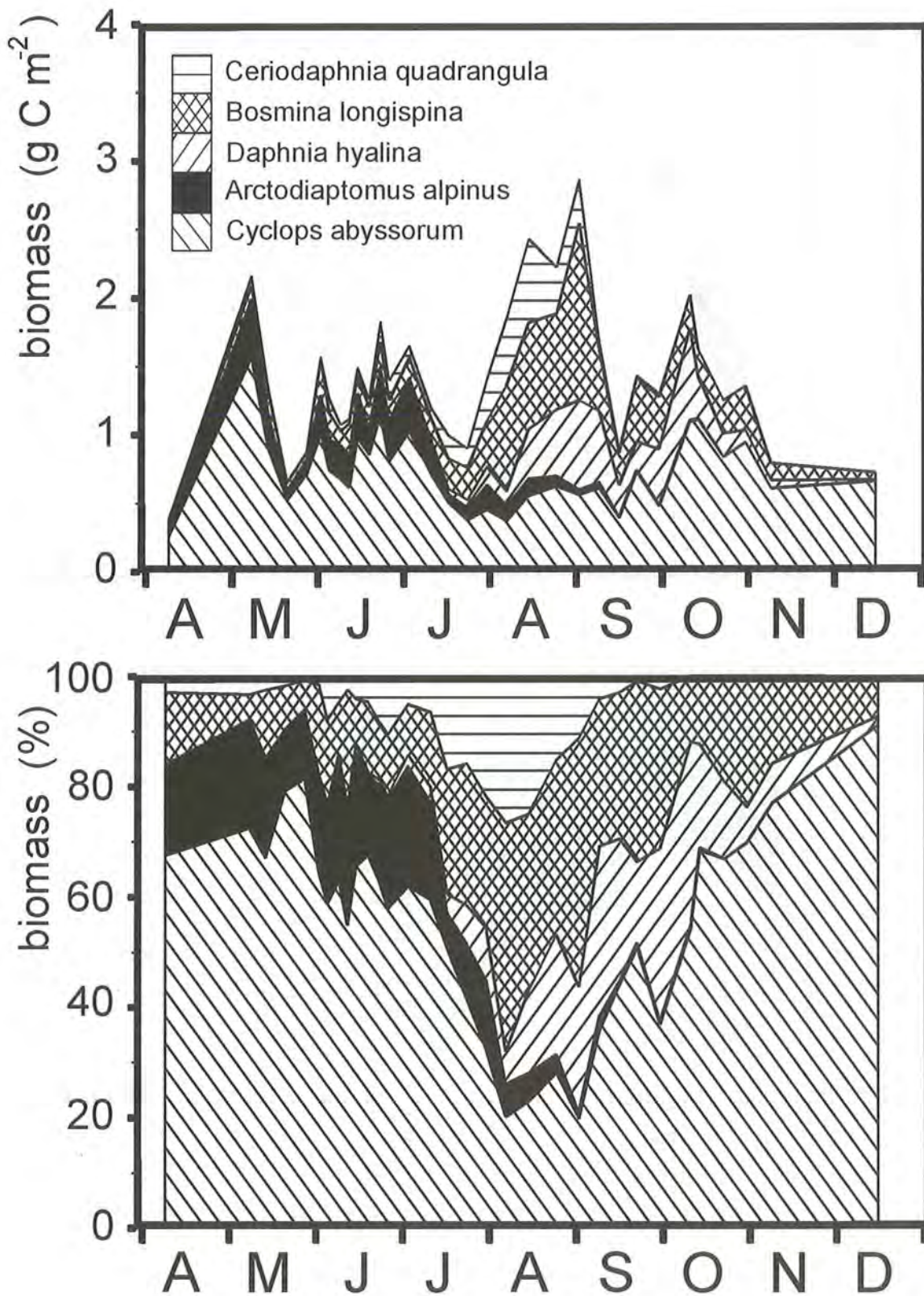


Abb. 46: Über die gesamte Wassersäule kumulierte Crustaceen-Biomasse: Absolut (g C m<sup>-2</sup>, oben) und Anteile der Arten (% , unten).



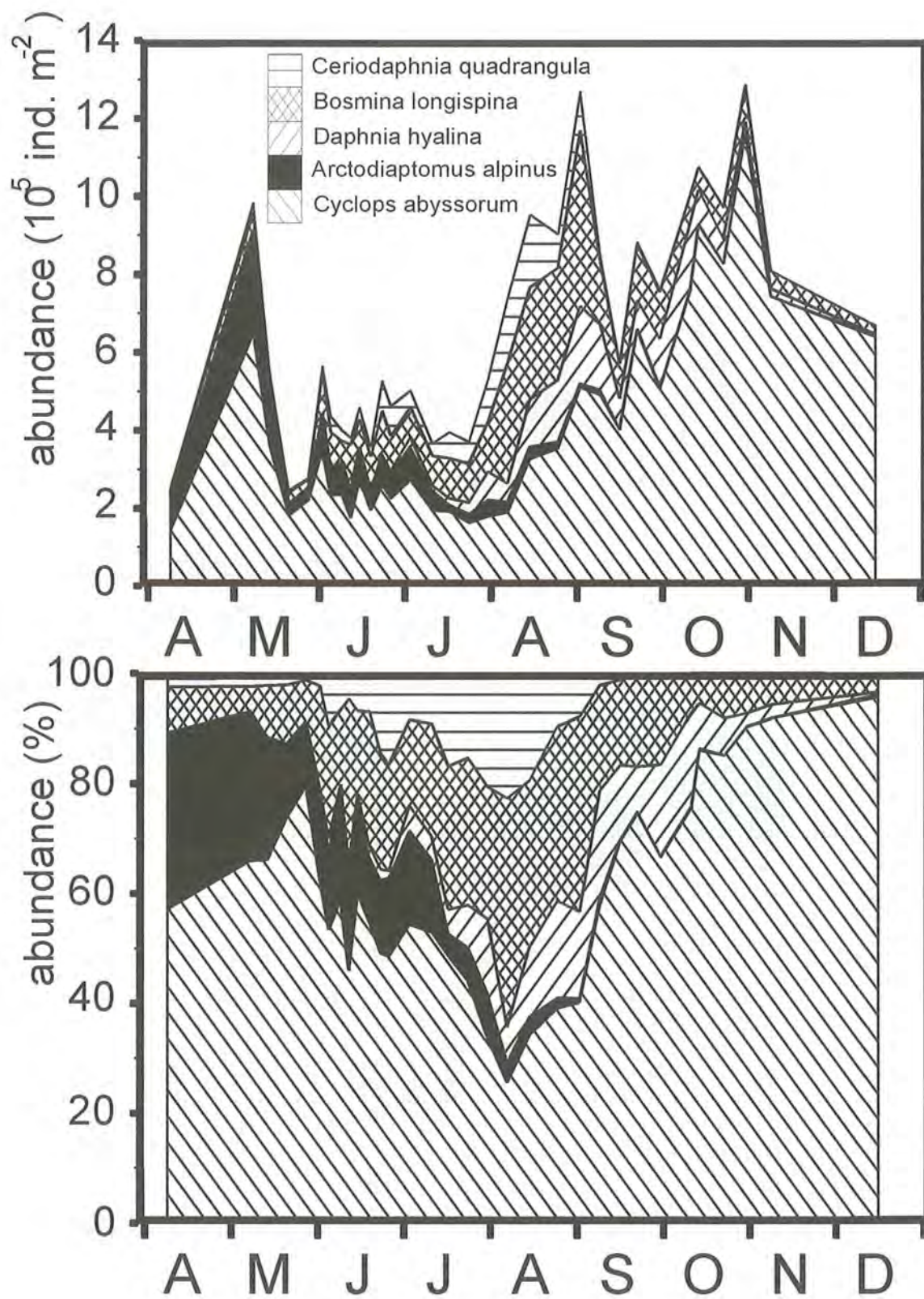


Abb. 47: Über die gesamte Wassersäule kumulierte Crustaceen-Abundanz: Absolut ( $\text{Ind. m}^{-2}$ , oben) und Anteile der Arten (% , unten).



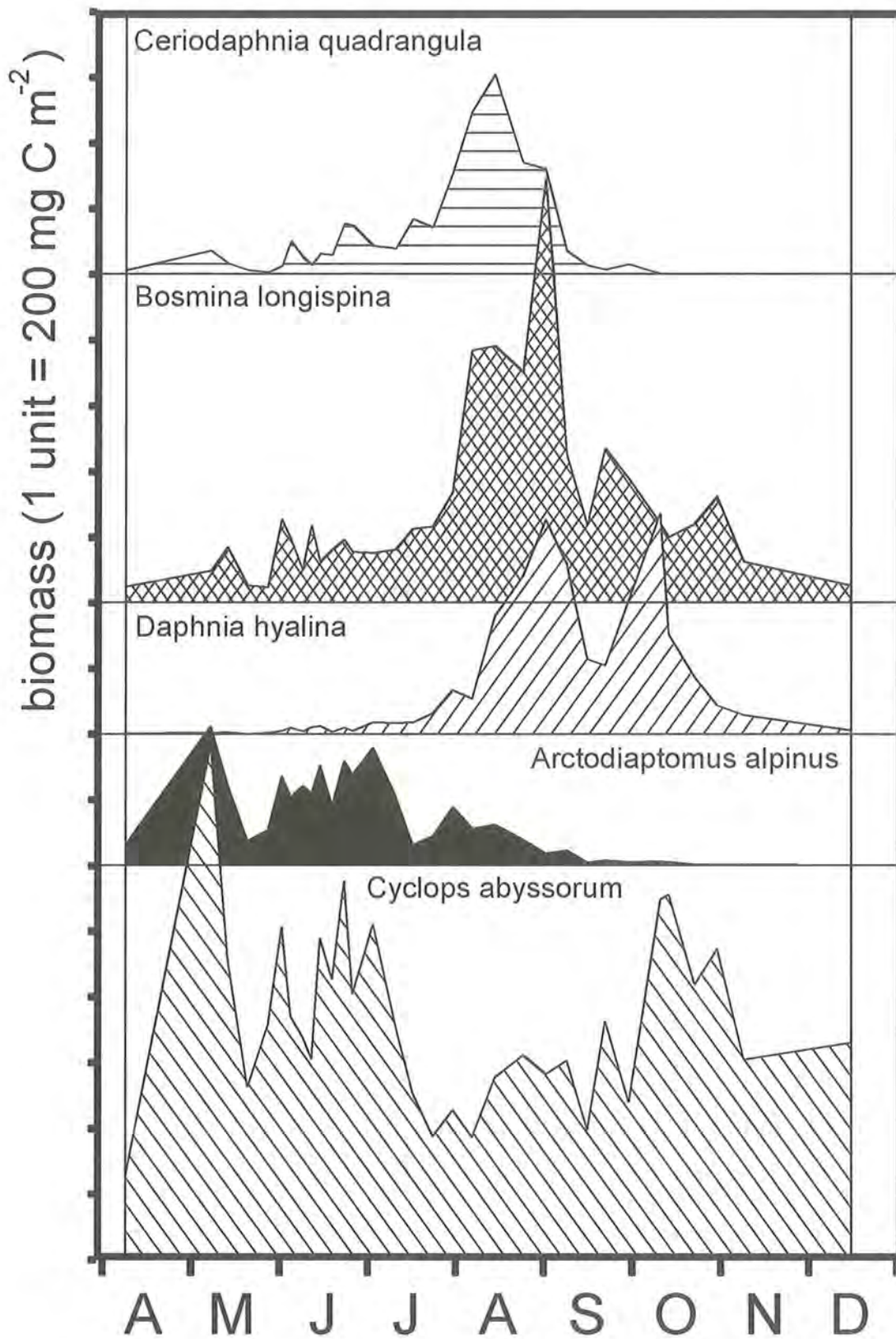


Abb. 48: Über die gesamte Wassersäule kumulierte Biomasse einzelner Crustaceen-Arten (mg C m<sup>-2</sup>)

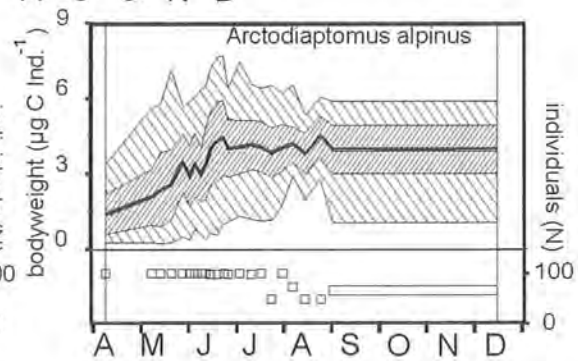
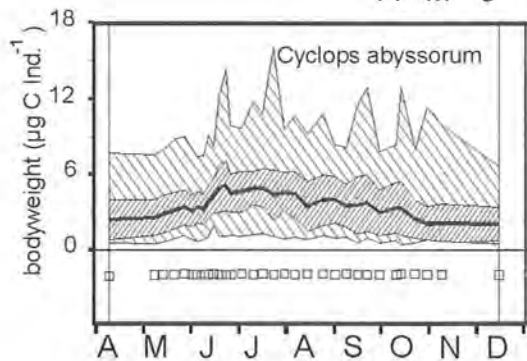
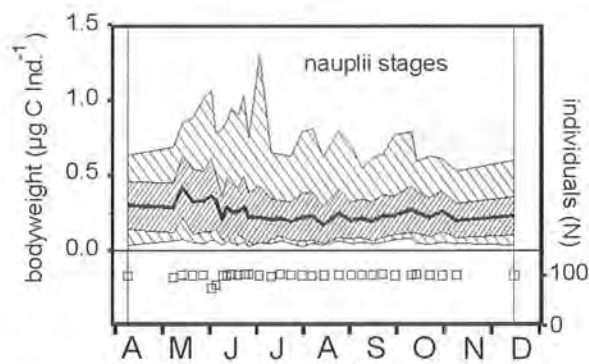
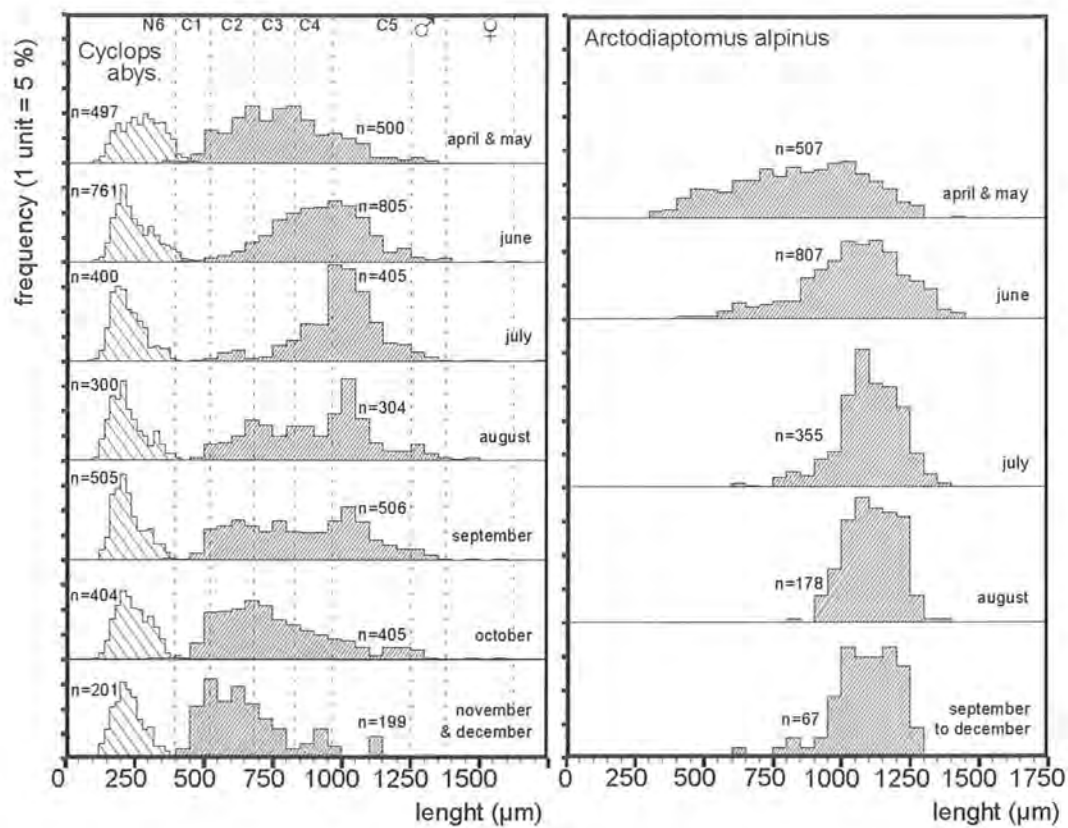


Abb. 49: Prozentuale Häufigkeitsverteilung von (längenbezogenen) Copepoden-Größenklassen. Oben links: Nauplii (Schrittweite 20 µm) und *Cyclops abyssorum* (Schrittweite 50 µm; Copepoditstadien nach WÖFLI; 1989); oben rechts: *Arctodiaptomus alpinus* (Schrittweite 50 µm). Mitte und unten: Individualgewicht pro Probe; Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung und Wertebereich ( $\mu\text{g C Ind.}^{-1}$ ) sowie Anzahl vermessener Tiere (N). Aufgrund der geringen Abundanzen wurde für *Arctodiaptomus* ein gepoolter Mittelwert der zweiten Jahreshälfte berechnet.



**sorum** bedingt (vgl. Abb. 46–48 und 50 sowie Tab. 35 und 36). Die Biomasse dieser cyclopiden Copepodenart war im Jahresdurchschnitt mit  $782 \text{ mg C m}^{-2}$  höher als die aller anderen Crustaceen-Arten zusammen. Nur von Ende Juli bis Ende September, als die Cladoceren ihre Maxima entwickelten fiel der Biomasseanteil von **C. abyssorum**, der außerhalb dieses Zeitraums bis über 90 % der Crustaceen-Biomasse erreicht, kurzzeitig unter 50 %. Während Anfang April mit knapp über  $250 \text{ mg C m}^{-2}$  noch der jahresminimale Wert vorlag, wurde Anfang Mai bereits das Jahresmaximum von knapp über  $1500 \text{ mg C m}^{-2}$  erreicht. Von Mitte Mai bis Mitte Juli bewegte sich die Biomasse zwischen  $500$  und  $1000 \text{ mg C m}^{-2}$ , lag bis Ende September zwischen  $300$  und  $700 \text{ mg C m}^{-2}$  und überstieg Ende Oktober kurzzeitig noch einmal  $1000 \text{ mg C m}^{-2}$ .

Die durchschnittliche Biomasse der calanoiden Copepodenart, **Arctodiaptomus alpinus** (vgl. Abb. 46–48 und 51 sowie Tab. 35 und 37), lag mit  $127 \text{ mg C m}^{-2}$  deutlich niedriger als die von **Cyclops abyssorum**. **A. alpinus** hatte einen jahresdurchschnittlichen Biomasseanteil von unter 10 %. Allerdings war das Vorkommen der Art weitestgehend auf Frühjahr und Sommer beschränkt, und in dieser Zeit wurden mit Biomassen von  $50 \text{ mg C m}^{-2}$  bis knapp über  $400 \text{ mg C m}^{-2}$  Anteile von zumeist 15 % bis 20 % der Crustaceen-Biomasse erreicht. Keine von beiden Copepodenarten bildete im Untersuchungszeitraum einen deutlich abgegrenzten Biomassepeak aus, die Maximalwerte betragen 200 % (**C. abyssorum**) bzw. 332 % (**A. alpinus**) des jeweiligen Mittelwertes.

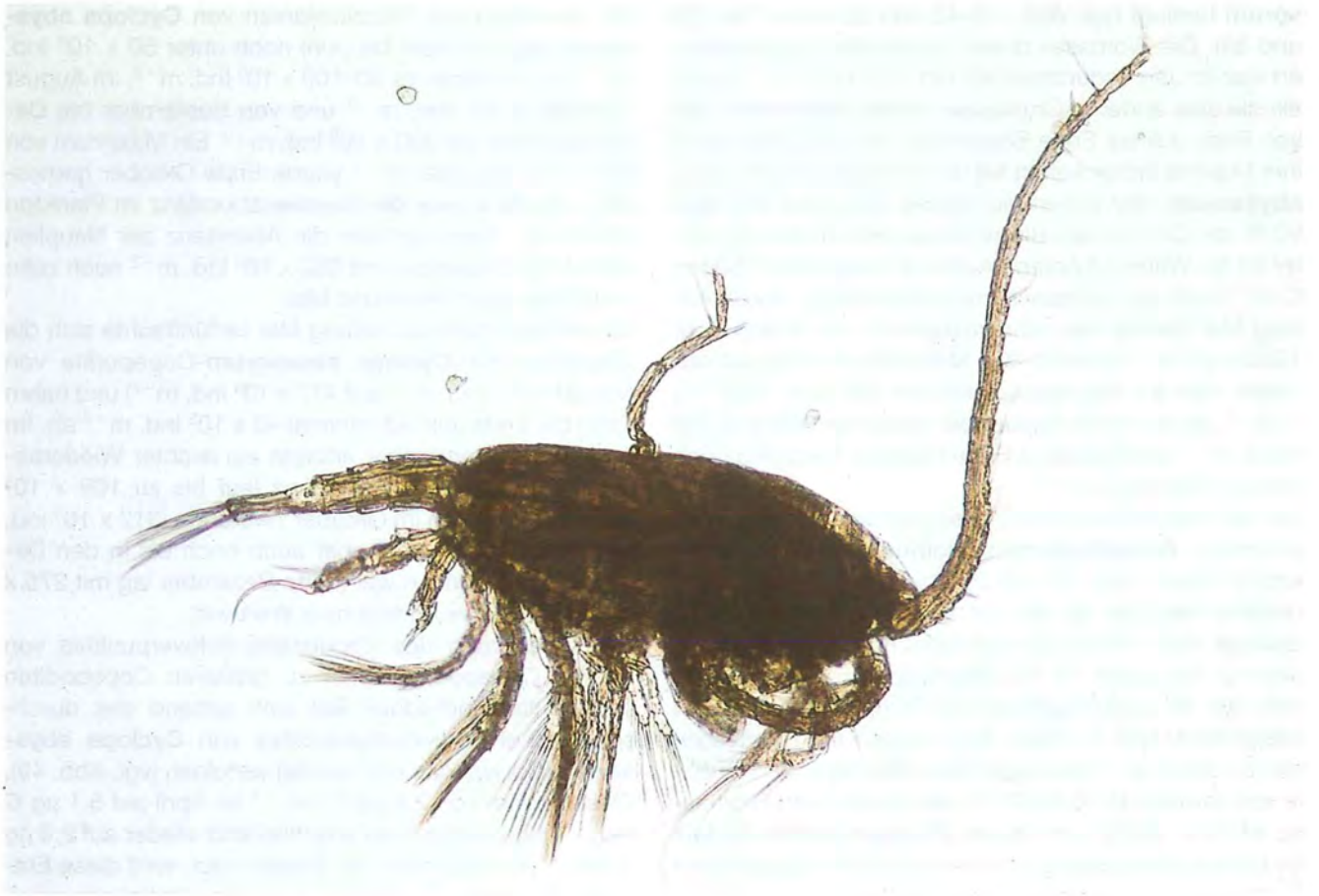
Die Anzahl adulter Männchen von **Cyclops abyssorum** (vgl. Tab. 36 und Abb. 50) stieg bereits sehr früh im Jahr, schon Anfang Mai lag das Maximum von  $124 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  vor; das Maximum adulter Weibchen ( $51 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$ ) wurde erst Mitte Oktober gemessen. Auch im Jahresdurchschnitt lagen mit  $38 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  sehr viel mehr adulte Männchen als adulte Weibchen ( $15 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$ ) vor. Die Abundanz adulter Männchen fiel gegen Ende Mai noch einmal auf knapp über  $10 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  ab, lag im Juni und Juli meist über  $40 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$ , und ab August waren kaum mehr als  $20 \times 10^3$  adulte Männchen  $\text{m}^{-2}$  vorhanden. Bis Anfang Juli waren zumeist weniger als  $10 \times 10^3$  adulte Weibchen  $\text{m}^{-2}$  abundant, und von Mitte August bis Mitte November lagen um  $20 \times 10^3$  adulte Weibchen  $\text{m}^{-2}$  vor. Unter diesen lag die Anzahl eitragender Weibchen bis Ende Juni zumeist unter  $2 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  und von Anfang August bis Mitte November über  $6 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$ , maximal bei  $21 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$ . Die durchschnittliche Gelegegröße („clutch-size“) betrug knapp neun Eier pro eitragendem Weibchen, ein Maximalwert von 19 Eiern pro eitragendem Weibchen wurde Mitte Juli erreicht.

Im April und Mai waren noch weniger als  $20 \times 10^3$  **Cyclops abyssorum**-Eier  $\text{m}^{-2}$  abundant, Anfang Juni stieg die Abundanz der Eier kurzfristig auf bis zu  $80 \times 10^3$  Eier  $\text{m}^{-2}$ , fiel darauf stark ab und nahm von Mitte Juni bis Anfang September auf bis knapp  $125 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  zu. Im weiteren Verlauf des Septembers waren die Eizahlen noch einmal rückläufig und erreichten am 11. Oktober ein Jahresmaximum von  $233 \times 10^3$  Eiern  $\text{m}^{-2}$ .

Die Abundanz der Naupliuslarven von **Cyclops abyssorum** lag von April bis Juni noch unter  $50 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$ , im Juli waren es  $50$ – $100 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$ , im August  $100$ – $300 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  und von September bis Dezember mehr als  $300 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$ . Ein Maximum von  $808 \times 10^3$  Nauplien  $\text{m}^{-2}$  wurde Ende Oktober gemessen, von da an war die Nauplienabundanz im Plankton rückläufig. Allerdings war die Abundanz der Nauplien auch Mitte Dezember mit  $352 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  noch zehnmal höher als im April und Mai.

Von Anfang April auf Anfang Mai verfünffachte sich die Abundanz der **Cyclops abyssorum**-Copepodite von ( $91 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  auf  $477 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$ ) und nahm dann bis Ende Juli auf minimal  $40 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  ab. Im August und September erfolgte ein leichter Wiederanstieg der Copepodit-Abundanz (auf bis zu  $109 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$ ), der sich im Oktober verstärkte ( $312 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  am 31. Oktober), aber auch noch bis in den Dezember zu erkennen war (Mitte Dezember lag mit  $275 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  der dritthöchste Wert vor).

Die Verlagerung des Populations-Schwerpunktes von kleinen Copepodit-Stadien zu größeren Copepoditen und adulten Individuen ließ sich anhand des durchschnittlichen Individualgewichtes von **Cyclops abyssorum** (Copepodite und Adulte) verfolgen (vgl. Abb. 49). Dieses nahm von  $2.4 \mu\text{g C Ind.}^{-1}$  im April auf  $5.1 \mu\text{g C Ind.}^{-1}$  Mitte Juni zu und anschließend wieder auf  $2.0 \mu\text{g C Ind.}^{-1}$  im Dezember ab. Besser noch wird diese Entwicklung durch die Veränderung der Häufigkeitsverteilung der **C. abyssorum**-Größenklassen (in Abb. 49 Länge in  $50 \mu\text{m}$  Intervallen) dargestellt. Diese können zu den durchschnittlichen Größen der einzelnen Copepodit-Stadien, wie sie von WÖLFL (1989) am Bodensee bestimmt wurden, in Bezug gesetzt werden. Im April und Mai waren noch 75.0 % der Copepodite kleiner als  $900 \mu\text{m}$  (etwa C1 bis C3), im Juni traf dies nurmehr auf 43.2 % der Population zu, und im Juli waren 78.7 % der Copepodite größer als  $900 \mu\text{m}$  (etwa C4 bis adult). Gleichzeitig war ab Juli eine Zunahme im Größenbereich  $550$ – $650 \mu\text{m}$  (zusammen 5.2 %) zu beobachten. Diese neue Generation wuchs heran, im August und September waren wieder 46.7 % bzw. 55.1 % der Copepodite kleiner als  $900 \mu\text{m}$ , im Oktober waren es bereits 76.3 %. Im November und Dezember waren nurmehr 14.6 % der Copepodite größer als  $900 \mu\text{m}$ , 38.2 % waren  $450$ – $600 \mu\text{m}$  (etwa C1) und 39.7 %  $600$ – $800 \mu\text{m}$  (etwa C2) groß. Ähnlich kontinuierliche Veränderungen in der Nauplien-Population konnten nicht beobachtet werden. Die stärkste Größenklasse der Nauplien (in Abb. 49 Länge in  $20\text{-}\mu\text{m}$ -Intervallen) war die Klasse  $200$ – $220 \mu\text{m}$ . Etwa zwei Fünftel (37.4–45.1 %) der Nauplien waren  $180$ – $240 \mu\text{m}$  groß, und etwa vier Fünftel (72.8–85.5 %) lagen im Intervall  $140$ – $300 \mu\text{m}$ . Abweichend hiervon waren die Monate April und Mai, als die Verteilung kein deutliches Maximum aufwies, 22.5 % waren  $180$ – $240 \mu\text{m}$  und 59.4 %  $140$ – $300 \mu\text{m}$  groß. In dieser Zeit und bis Anfang Juni lagen die durchschnittlichen Individualgewichte der Nauplien zwischen  $285$  und  $418 \text{ ng C Ind.}^{-1}$ , wohingegen im weiteren Jahresverlauf das durchschnittliche Gewicht der Nauplien stets unter  $300 \text{ ng C Ind.}^{-1}$ , im Minimum bei  $193 \text{ ng C Ind.}^{-1}$  lag.



*Arctodiaptomus alpinus*, unten Weibchen mit Eipaket (obere Aufnahme von Dr. Stefan Wölfli).







Tab. 37: Abundanzen der Entwicklungsstadien von *Arctodiaptomus alpinus*: Gewichteter Mittelwert ( $10^3$  Ind.  $m^{-2}$ ), Variationskoeffizient (%), Maximum und Minimum ( $10^3$  Ind.  $m^{-2}$ ) und Monat maximaler bzw. minimaler Abundanz.

Stadium <i>Arctodiaptomus alpinus</i>	Mw.±Std. ( $10^3$ Ind. $m^{-2}$ )	Vk. (%)	Min.-Max. ( $10^3$ Ind. $m^{-2}$ )	Min.-Max. (Monat)
a) Copepodite I-V	22.0±42.9	195.3	0.0–136.8	ab Aug.–Mai
b) adulte Männchen	12.3±14.9	121.8	0.0– 43.2	ab Sep.–Mai
c) adulte Weibchen (incl. d)	9.5± 9.4	99.4	0.0– 37.7	Dez.–Juli
d) eitragende adulte Weibchen	3.8± 4.6	121.7	0.0– 18.5	ab Okt.–Juli
e) Eier	28.2±38.2	135.2	0.0–150.0	Apr.+Dez.–Juli
f) Naupliuslarven I-VI	10.3±22.6	219.5	0.0– 69.9	ab Juli–Mai
g) Summe (ohne Eier)	54.1±80.6	149.3	0.4–264.3	Okt.–Mai

Von Anfang April auf Anfang Mai vervierfachte sich die Abundanz der Copepodite von *Arctodiaptomus alpinus* (von  $35.1 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$  auf  $136.8 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$ ) und nahm von da an schnell ab, so daß bereits im Juli weniger als  $10 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$  und ab Mitte August weniger als  $1 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$  vorlagen (vgl. Tab. 37 und Abb. 51).

Wie auch bei *Cyclops abyssorum* bildeten die adulten Männchen von *Arctodiaptomus alpinus* ihr Jahresmaximum gleichzeitig mit dem Maximum der Copepoditstadien und lange vor dem Maximum der Weibchen aus: Anfang Mai waren  $43 \times 10^3$  adulte Männchen  $m^{-2}$  abundant. Ende Mai/Anfang Juni fiel die Abundanz adulter Männchen unter  $10 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$ , lag im Juni wieder weitgehend über  $25 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$ , ab Anfang Juli unter  $20 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$ , und im August waren weniger als  $15 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$  abundant. Ab Mitte September traten nur noch vereinzelt einige Hundert adulte Männchen auf. Die durchschnittliche Abundanz adulter *A. alpinus*-Weibchen war nur geringfügig schwächer als die der adulten Männchen ( $10 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$  gegenüber  $12 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$ ). Die Abundanz adulter Weibchen und parallel dazu die Abundanz eitragender adulter Weibchen nahm von Untersuchungsbeginn bis Anfang Juli (von einem leichten Rückgang gegen Ende Mai abgesehen) kontinuierlich zu, am 3. Juli wurde mit  $38 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$  das Maximum adulter Weibchen gezählt, von denen  $19 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$  eitragende Weibchen waren. Von da an war die Abundanz der *A. alpinus*-Weibchen (incl. der eitragenden) rückläufig, und ab Anfang September waren weniger als  $10 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$ , ab Mitte September weniger als  $4 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$  und ab Ende Oktober weniger als  $0.5 \times 10^3$  adulte Weibchen  $m^{-2}$  abundant. Die eitragenden Weibchen trugen im Mittel 5 Eier, ein Maximum von durchschnittlich 12 Eiern pro eitragendem Weibchen wurde bereits Ende Mai erreicht, von da an war die Gelegegröße rückläufig. Die Eizahl in der *Arctodiaptomus alpinus*-Population lag im April und Mai unter  $20 \times 10^3$  Eier  $m^{-2}$ , stieg im Juni steil an und erreichte Anfang Juli ein Maximum von  $150 \times 10^3$  Eiern  $m^{-2}$ . Ab Ende Juli waren die Eizahlen rückläufig, im September waren weniger als  $15 \times 10^3$  Eier  $m^{-2}$  vorhanden, und ab Mitte Oktober wurden keine eitragenden Weibchen mehr gefunden. Im gleichen Jahr ist keine Entwicklung dieser Eier mehr nachzuvollziehen. Das Maximum der Naupliuslarven von *A. alpinus*, allerdings mit verhältnismäßig geringen Zahlen (bis zu  $70 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$ ), lag im April und Mai. Diese Nauplien-Kohorte läßt sich der Sommerpopulation von *A.*

*alpinus* zuordnen. Von Ende Juli bis November lagen die Abundanzen der *A. alpinus*-Nauplien unter der Nachweisgrenze, und erst im Dezember wurden noch einmal  $3.6 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$  gemessen.

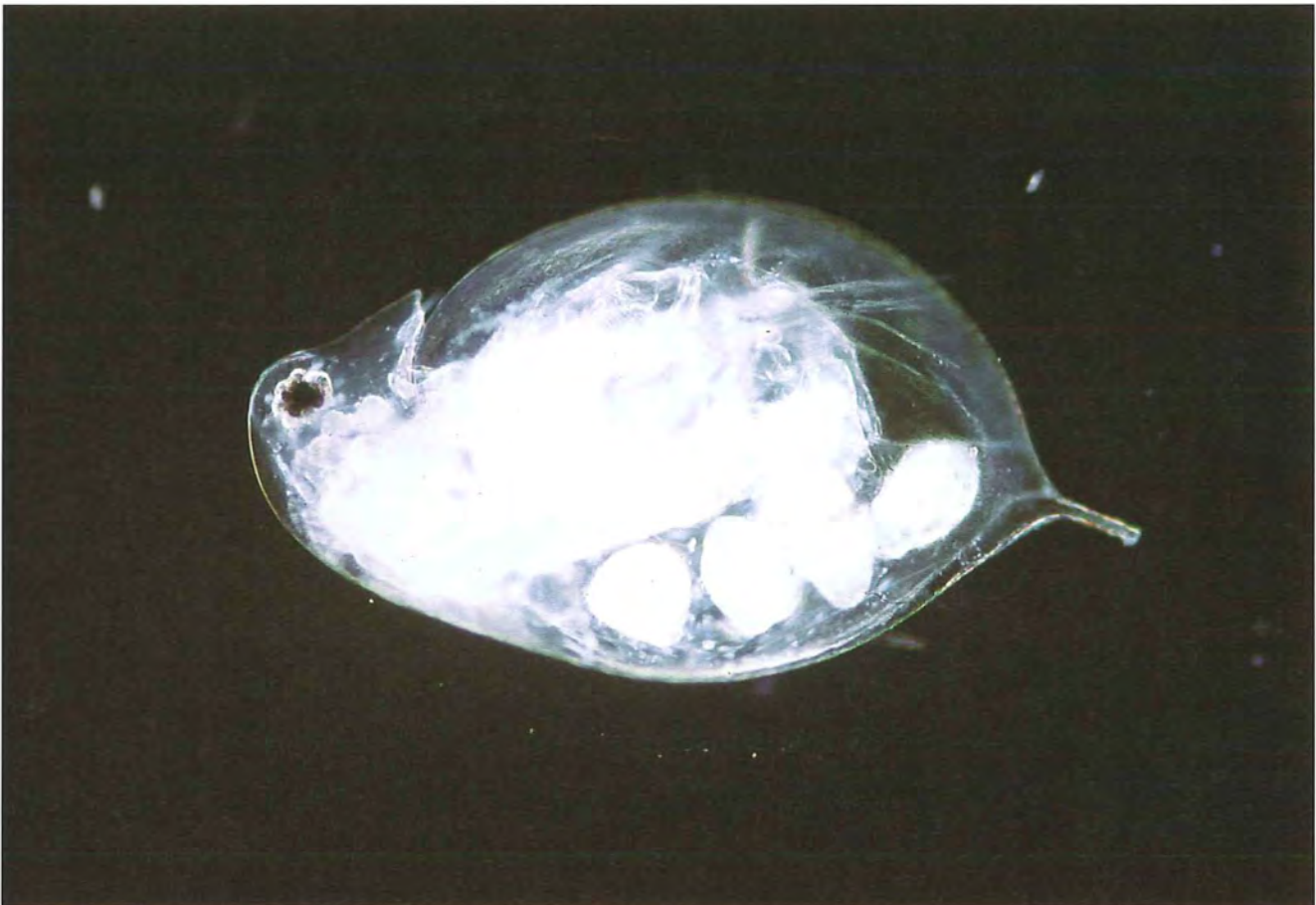
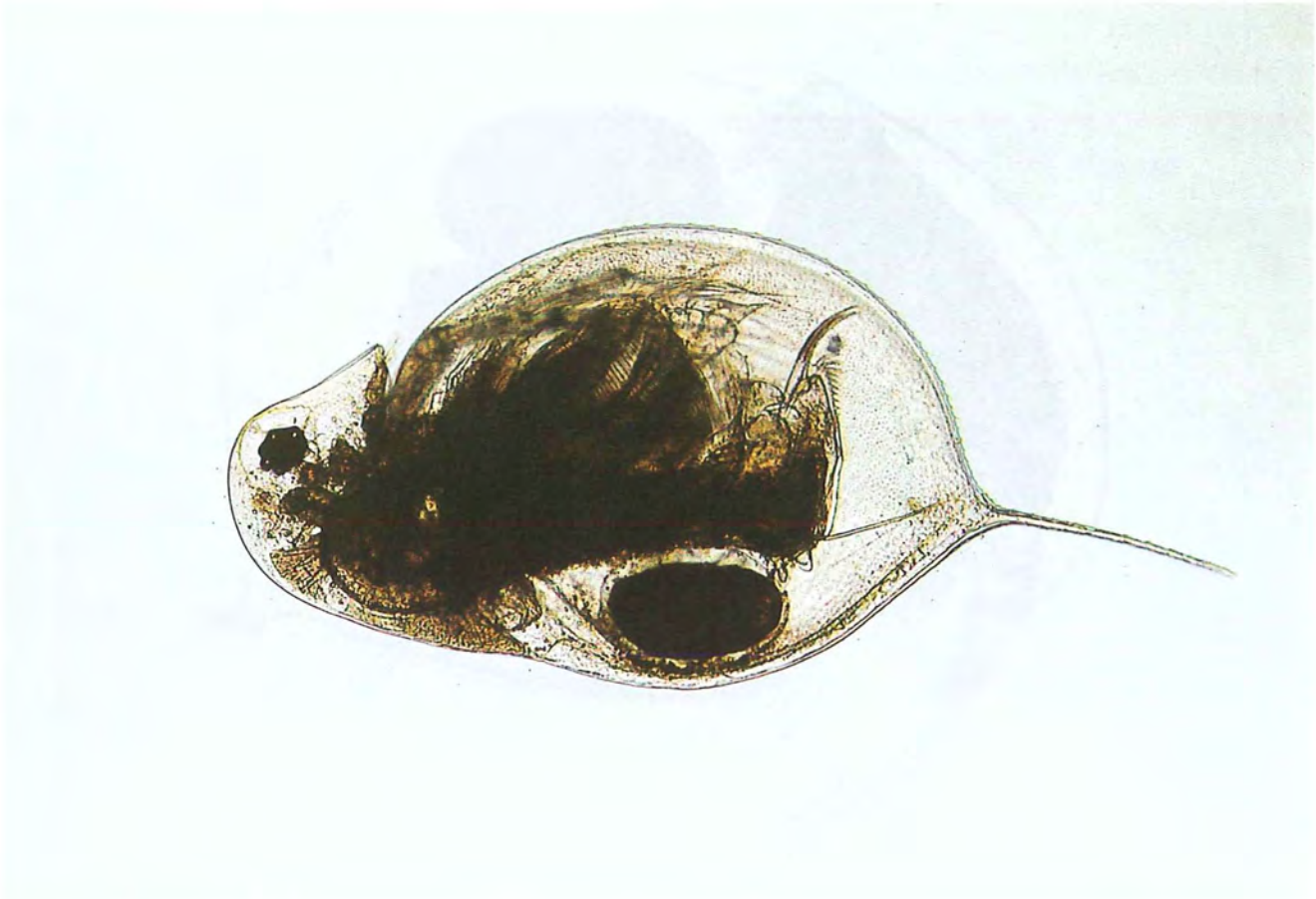
Das durchschnittliche Gewicht von *Arctodiaptomus alpinus* betrug Anfang April noch  $1.4 \mu\text{g C Ind.}^{-1}$ , Ende Mai  $3.4 \mu\text{g C Ind.}^{-1}$  und ab Mitte Juni meist über  $4 \mu\text{g C Ind.}^{-1}$  (maximal  $4.5 \mu\text{g C Ind.}^{-1}$  am 25. August). Diese Verlagerung des Schwerpunktes von kleinen zu großen Tieren läßt sich aus der Häufigkeitsverteilung der Größenklassen (in Abb. 49 in  $50 \mu\text{m}$  Intervallen) ablesen. Im April und Mai war die Verteilung breit ausgezogen, etwas mehr als die Hälfte der Population war kleiner  $900 \mu\text{m}$  und  $17.4 \%$  kleiner als  $600 \mu\text{m}$ . Der Anteil der unter  $900 \mu\text{m}$  großen Individuen nahm auf  $20.8 \%$  im Juni,  $6.2 \%$  im Juli und  $0.6 \%$  im August ab, Individuen unter  $600 \mu\text{m}$  wurden bereits ab Juli nicht mehr gefunden. Ab September war (bei einer kleinen Grundgesamtheit) eine geringfügige Zunahme der unter  $900 \mu\text{m}$  großen Individuen ( $7.5 \%$ ) zu beobachten.

### 3.7.3 Cladoceren

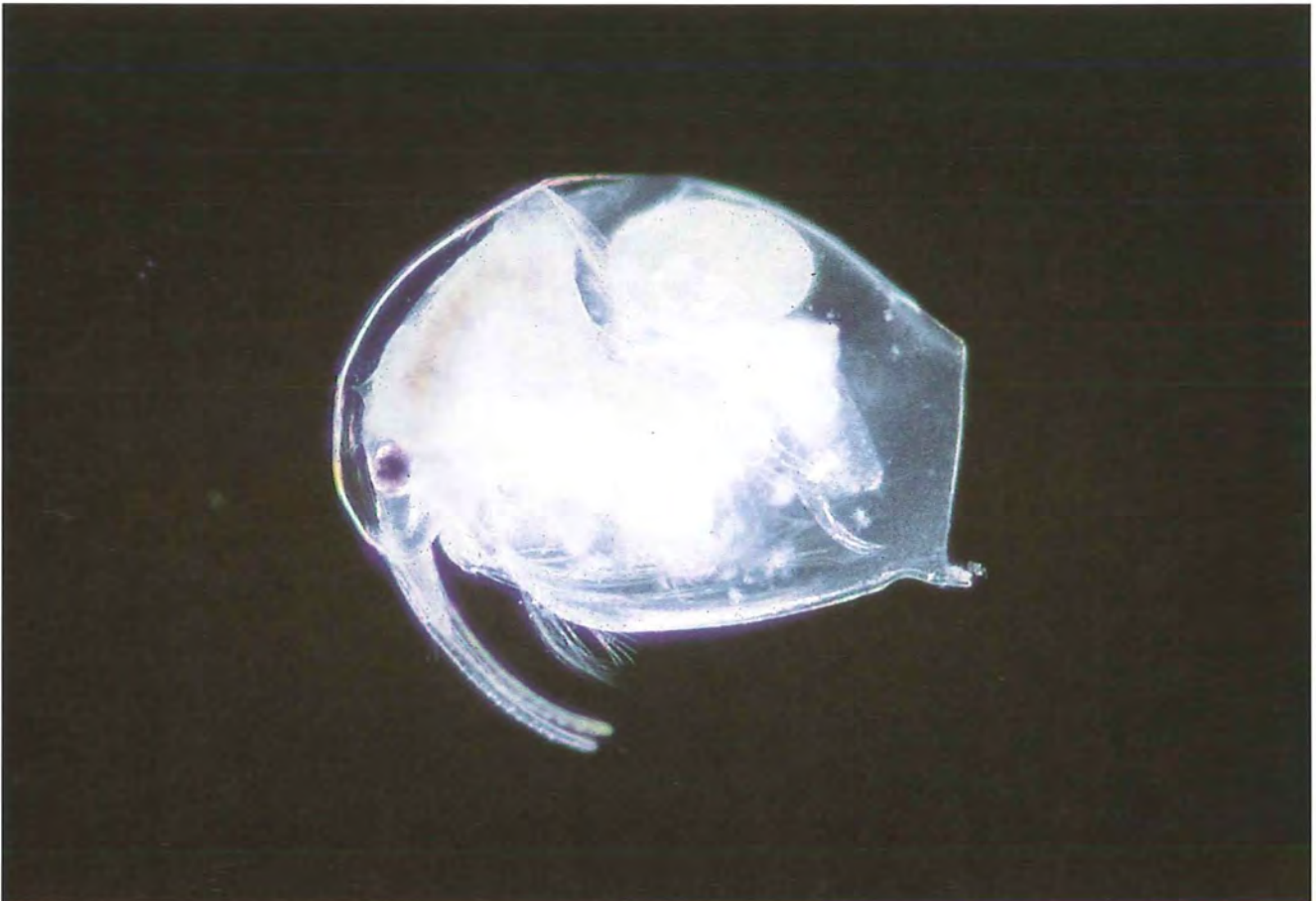
Im Gegensatz zu den Copepoden zeigten alle drei Cladoceren-Arten eine deutlich ausgeprägte Präferenz für den Spätsommer und Herbst (vgl. Abb. 46–48 und 52–53 sowie Tab. 35 und 38). Ab Anfang August bildete zuerst *Ceriodaphnia quadrangula*, dann *Bosmina longispina* und schließlich *Daphnia hyalina* ihre Jahresmaxima aus. Diese Maxima betrugten  $619.0 \%$  (*C. quadrangula*),  $487.7 \%$  (*B. longispina*) bzw.  $462.0 \%$  (*D. hyalina*) der mittleren Biomasse der jeweiligen Art und waren damit deutlicher abgegrenzt, als dies bei den Copepoden der Fall war.

Die Biomasse von *Bosmina longispina* (vgl. Tab. 35 und 38 sowie Abb. 53) bewegte sich im Jahresverlauf zumeist zwischen  $100$  und  $200 \text{ mg C } m^{-2}$ , nur im April und Mai lagen die Werte gelegentlich niedriger als  $50 \text{ mg C } m^{-2}$ . Von Anfang August bis Anfang September lagen mehr als  $500 \text{ mg C } m^{-2}$  vor, dies entsprach einem Anteil von mehr als  $25 \%$  der Crustaceen-Biomasse. Maximal wurden  $1294 \text{ mg C } m^{-2}$  Anfang September (entsprechend  $45.1 \%$  der Crustaceen-Biomasse) gemessen. Mit Variationskoeffizienten von  $102.9 \%$  (Biomasse) und  $65.2$  (prozentualer Anteil) war *Bosmina* innerhalb der Cladoceren die am konstantesten vertretene Art.





*Daphnia hyalina* (Aufnahmen von Dr. Stefan Wölfli).



*Bosmina longispina* (Aufnahmen von Dr. Stefan Wölfel).



**Ceriodaphnia quadrangula** (vgl. Tab. 35 und 38 sowie Abb. 53) war bis Mitte Juli mit Biomassen von zumeist weit unter  $100 \text{ mg C m}^{-2}$  vertreten. Von Ende Juli bis Anfang September lag die Biomasse über  $300 \text{ mg C m}^{-2}$ , und Mitte August wurde ein Jahresmaximum von  $608 \text{ mg C m}^{-2}$  erreicht. Anschließend war die Art im Plankton kaum noch anzutreffen. Entsprechend lag der Biomasseanteil zumeist weit unter 10 % und nur von Mitte Juli bis Ende August wurden Anteile von über 15 %, von Ende Juli bis Mitte August von über 20 % (maximal 26.7 % am 7. August) erreicht.

**Daphnia hyalina** (vgl. Tab. 35 und 38 sowie Abb. 52) war von April bis Ende Juli mit weniger als  $50 \text{ mg C m}^{-2}$ , zumeist  $5 \text{ bis } 10 \text{ mg C m}^{-2}$  vertreten. Von Ende Juli bis Ende Oktober waren es mehr als  $100 \text{ mg C m}^{-2}$ , und Anfang September sowie Mitte Oktober wurden Maxima von  $652.1 \text{ mg C m}^{-2}$  bzw.  $671.7 \text{ mg C m}^{-2}$  ausgebildet. Der Biomasseanteil von **Daphnia** lag bis Mitte Juli meist weit unter 5 %. Von Mitte August bis Mitte Oktober wurden Anteile über 10 %, maximal 33.2 % am 11. Oktober, erreicht.

**Bosmina longispina** war ganzjährig mit mindestens  $20 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  vertreten. Im April und Mai sowie im November und Dezember waren weniger als  $50 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  abundant. Ein scharf abgegrenztes Maximum von mehr als  $250 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  und bis zu  $450 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  erstreckte sich von Anfang August bis in die erste Septemberdekade. Im Juni und Juli sowie im September und Oktober waren zwischen  $50 \text{ und } 120 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  abundant. Das Heranwachsen der Tiere war klar zu erkennen: Im Juni und Juli wies die Größenklasse I (0.29–0.58 mm) höhere Abundanzen auf, im September und Oktober die Größenklasse II (0.58–0.87 mm).

Die Eizahlen von **Bosmina longispina** lagen zwischen Mai und September größtenteils im Bereich von  $50 \times 10^3 \text{ Eiern m}^{-2}$ . Das Jahresmaximum von  $126 \times 10^3 \text{ Eiern m}^{-2}$  wurde Anfang Juni erreicht, kurz bevor die Abundanzen der Größenklasse I zu steigen begannen. Ein Nebenmaximum von  $114 \times 10^3 \text{ Eiern m}^{-2}$  wurde Anfang August, zu Beginn des Jahresmaximums von **Bosmina** gemessen. Nachdem im September das Maximum überschritten war, lagen die Eizahlen meist nur noch um  $10 \times 10^3 \text{ Eier m}^{-2}$  und erreichten nur Ende Oktober noch einmal  $28 \times 10^3 \text{ Eier m}^{-2}$ .

**Ceriodaphnia quadrangula** war im April und Mai mit weniger als  $25 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  vertreten. Im Juni und Juli stiegen die Abundanzen auf bis zu  $80 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  und ab Ende Juli bis Anfang September erreichte die

Art maximale Abundanzen von über  $100 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  und bis zu  $185 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$ . In der zweiten Septemberhälfte fielen die Abundanzen auf etwa  $7 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  ab, und ab Oktober traten nur noch vereinzelt wenige Hundert Exemplare auf. Die Alterung der Population war wiederum an der Schwerpunktverlagerung von Größenklasse I zu Größenklasse II zu verfolgen.

Während **Daphnia hyalina** im April noch fehlte, war sie im Mai, wie später auch im Dezember, mit bis zu  $2.5 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  vertreten. Im Juni stiegen die Abundanzen auf  $5 \text{ bis } 10 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  und im Juli auf  $20 \text{ bis } 75 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$ . Von Mitte August bis Anfang September und von Ende September bis Mitte Oktober bildete **Daphnia** ein zweigipfliges Jahresmaximum aus, in dessen Verlauf im ersten Fall  $100 \text{ bis } 200 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  und  $120 \text{ bis } 175 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  im zweiten Fall erreicht wurden. In der zweiten Oktoberhälfte fielen die Werte wieder auf  $30 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  und im November auf weniger als  $20 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  ab. Die Eizahlen lagen bis Mitte Juli unter  $10 \times 10^3 \text{ Eier m}^{-2}$ , von Mitte Juli bis Mitte Oktober waren mehr als  $15 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  und bis zu  $64 \times 10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$  Anfang September abundant. Im November waren etwa  $2000 \text{ Eier m}^{-2}$  und im Dezember  $500 \text{ Eier m}^{-2}$  abundant. Bezogen auf die Daphnien der oberen beiden Größenklasse ( $>0.87 \text{ mm}$ ) entspricht dies durchschnittlichen Gelegegrößen ein bis vier Eier pro **D. hyalina** im Mai und Juni gegenüber weniger als zwei Eier pro Tier in der Zeit von Juli bis Dezember.

### 3.8 Planktongesellschaft

Die in den vorangehenden Abschnitten vorgestellten Gruppen werden nun gemeinsam betrachtet. Hierbei rückt nach der bisherigen systematischen Behandlung die funktionelle Stellung der Organismen in den Vordergrund. Phytoplankton und APP werden z.T. gemeinsam als autotrophe Organismen und z.T. getrennt als Prokaryoten und Eukaryoten behandelt. Die Crustaceen werden in carnivore und herbivore unterteilt, wobei als carnivor alle Copepodit- und Adultstadien von **Cyclops** behandelt werden. Gleichzeitig werden die Crustaceen als Mesozooplankton (und echte Metazoen) dem aus HNF, Ciliaten und Rotatorien bestehenden Mikrozooplankton (einzellige und euthele Organismen) gegenübergestellt. Der farblose Dinoflagellat **Gymnodinium helveticum** wurde als obligat heterotropher Organismus (pers. Mit. Kümmerlin) zu den heterotrophen Flagellaten gestellt. Andere

Tab. 38: Abundanzen der Cladoceren: Gewichteter Mittelwert ( $10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$ ), Variationskoeffizient (%), Maximum und Minimum ( $10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$ ) und Monat maximaler bzw. minimaler Abundanz.

Art	Mw.±Std. ( $10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$ )	Vk. (%)	Min.–Max. ( $10^3 \text{ Ind. m}^{-2}$ )	Min.–Max. (Monat)
<b>Bosmina longispina</b>	101.7±98.5	96.8	20.3–450.3	Mai–Sep.
<b>Bosmina</b> Eier	33.8±27.0	79.8	5.0–125.9	Sep.–Juni
<b>Ceriodaphnia quadrangula</b>	33.7±47.0	139.4	0–185.1	ab Okt.–Aug.
<b>Ceriodaphnia</b> Eier	12.3±13.6	111.2	0– 49.0	ab Okt.–Juni
<b>Daphnia hyalina</b>	47.8±61.3	128.4	0–199.7	Apr.–Sep.
<b>Daphnia</b> Eier	13.6±16.6	122.1	0– 64.3	Apr.–Sep.

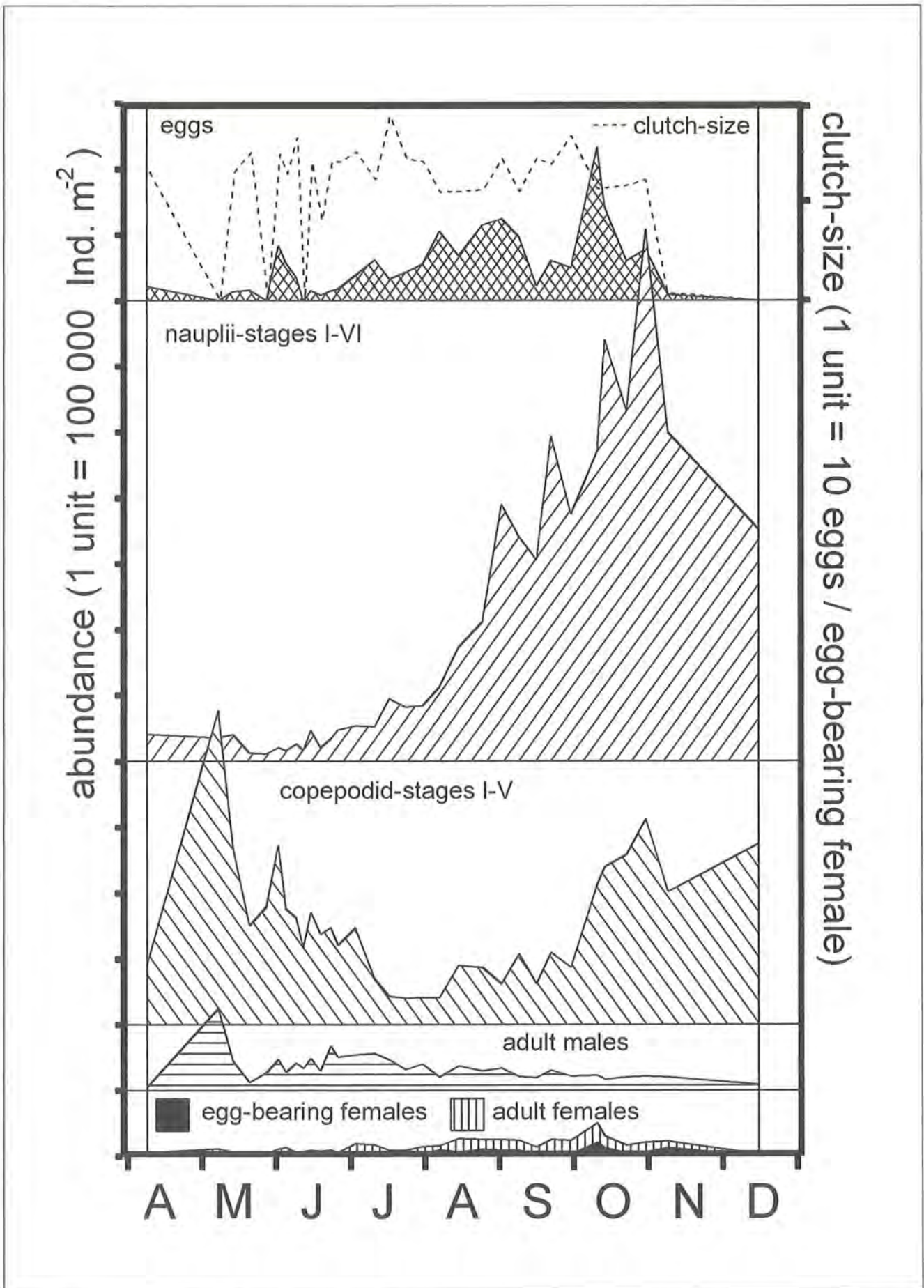


Abb. 50: Populationsdynamik von *Cyclops abyssorum*: Flächenbezogene Abundanzen verschiedener Entwicklungsstadien in der gesamten Wassersäule (Ind. m<sup>-2</sup>). Bei der Berechnung der Gelegegröße („clutch-size“) wurde die Eizahl auf die Anzahl eitragender Weibchen bezogen.



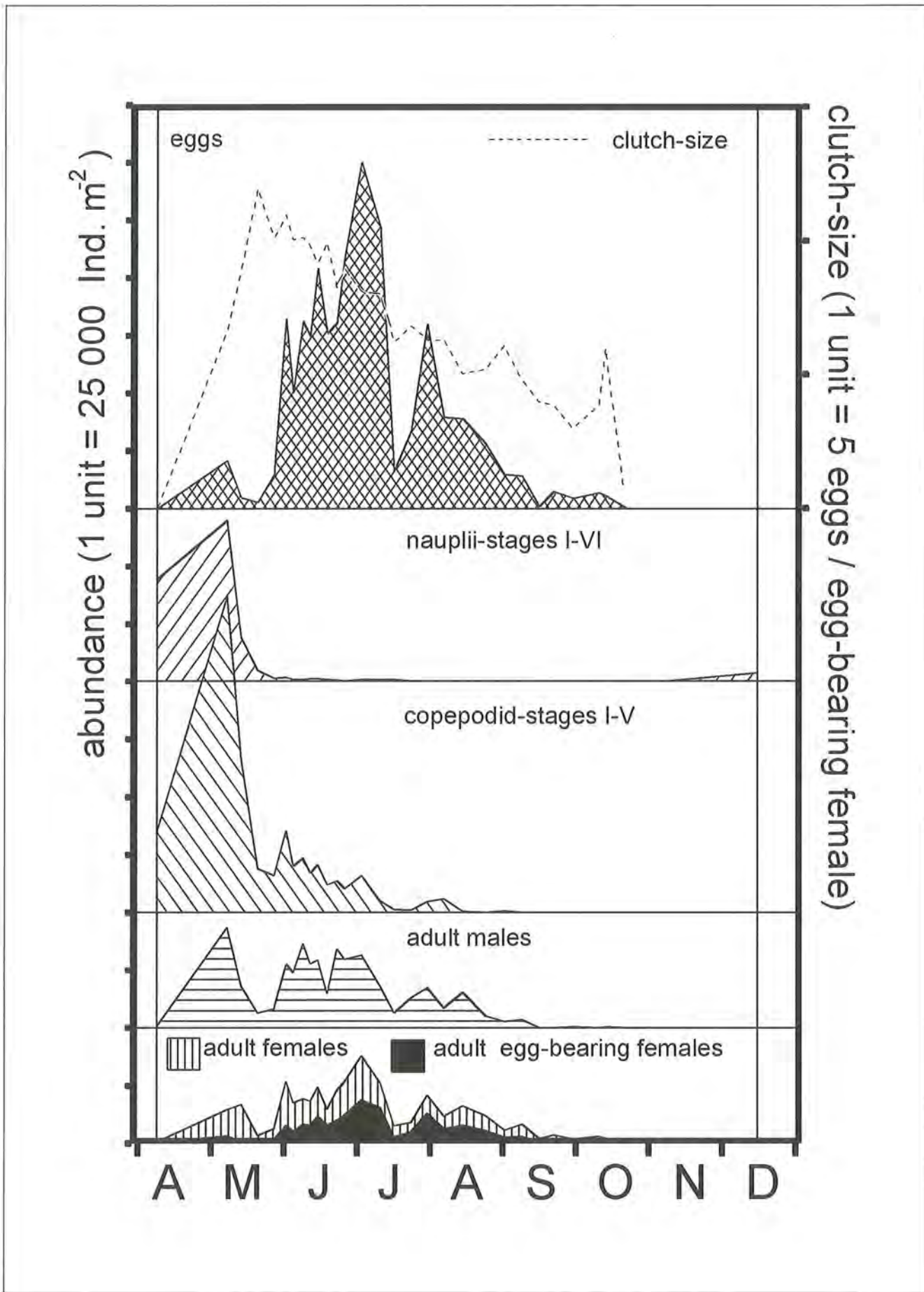


Abb. 51: Populationsdynamik von *Arctodiaptomus alpinus*: Flächenbezogene Abundanz von verschiedenen Entwicklungsstadien in der gesamten Wassersäule (Ind. m<sup>-2</sup>). Bei der Berechnung der Gelegegröße („clutch-size“) wurde die Eizahl auf die Anzahl eiträger Weibchen bezogen.

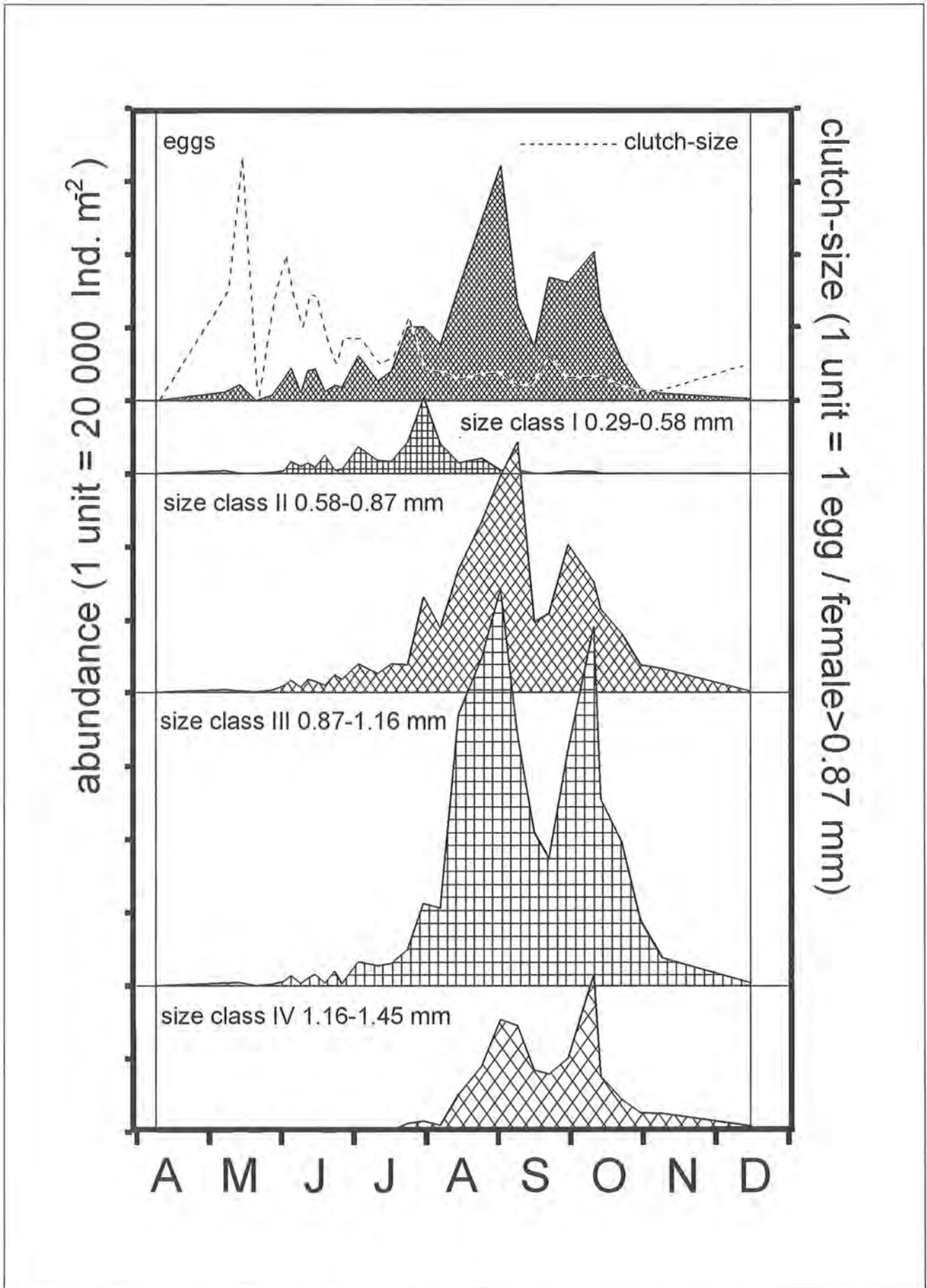


Abb. 52: Populationsdynamik von *Daphnia hyalina*: Flächenbezogene Abundanzen verschiedener Entwicklungsstadien in der gesamten Wassersäule (Ind. m<sup>-2</sup>) Bei der Berechnung der Gelegegröße („clutch-size“) wurde die Eizahl auf die Summe der Weibchen von mehr als 0.87 mm Länge bezogen.



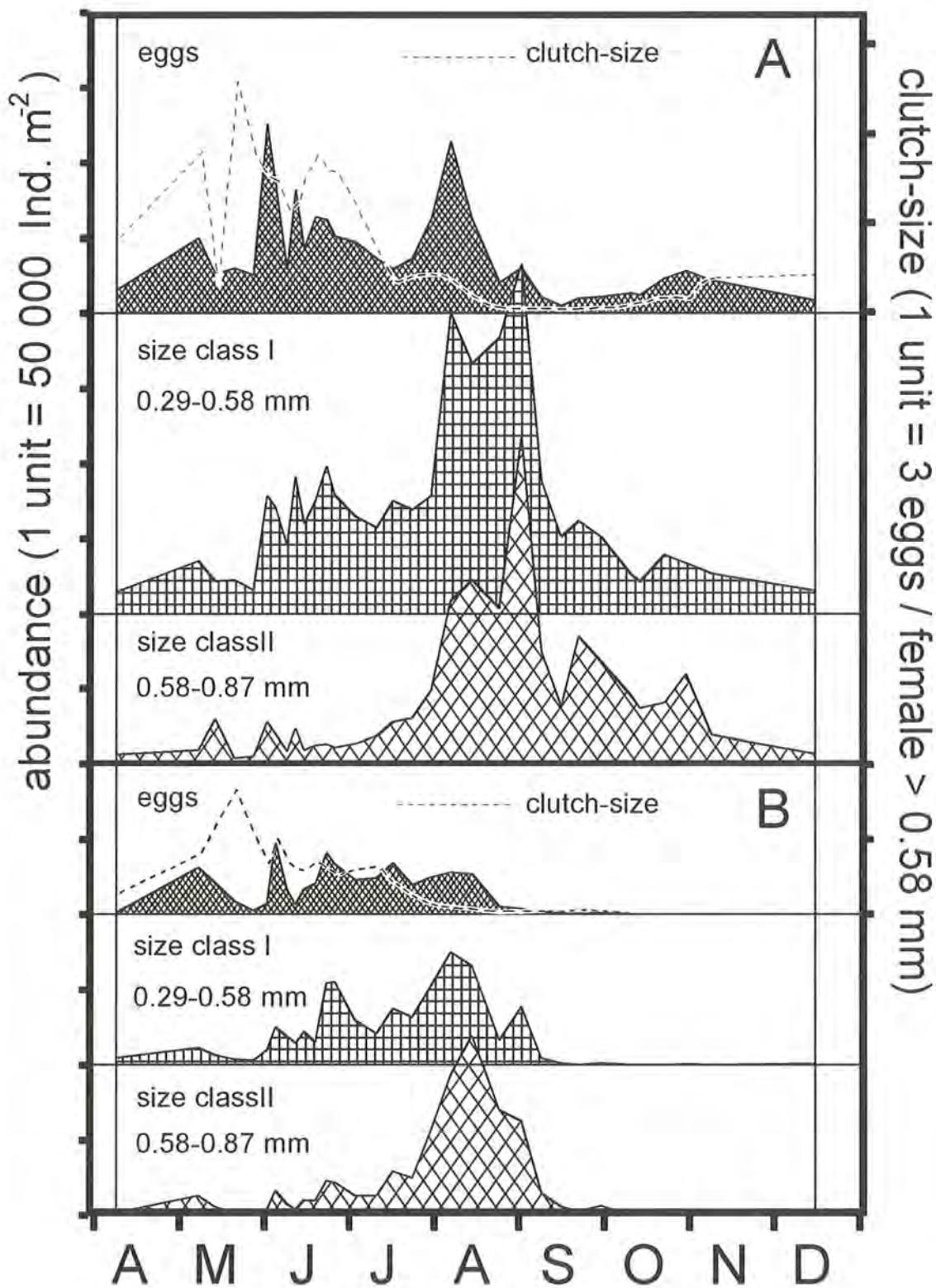


Abb. 53: Populationsdynamik von A) *Bosmina longispina* und B) *Ceriodaphnia quadrangula*: Flächenbezogene Abundanz verschiedener Entwicklungsstadien in der gesamten Wassersäule (Ind. m<sup>-2</sup>). Bei der Berechnung der Gelegegröße („clutch-size“) wurde die Eizahl auf die Summe der Weibchen von mehr als 0.58 mm Länge bezogen.

mixotrophe (fakultativ heterotrophe) Organismen wie z.B. *Dinobryon* spp. wurden beim Phytoplankton belassen, da über den Grad der heterotrophen Ernährungsweise keine Aussagen getroffen werden können.

Die Entwicklung der Gesellschaft wird zunächst anhand der Gesamtbiomasse und der Abundanzen der einzelnen Gruppen dargestellt. Die Entwicklung der planktischen Biozönose wird in Phasen eingeteilt, wobei gezeigt wird, daß sich eine Phaseneinteilung für den oligotrophen Königssee nur bedingt aus den Abundanz- und Biomasseänderungen ableiten läßt. In Abschnitt 3.8.5 wird die Dynamik der Planktongesellschaft unter dem Aspekt der Größenstruktur (Biomasse-Größenspektren) dargestellt.

### 3.8.1 Gesamtbiomasse der Planktongesellschaft

Die über die gesamte Wassersäule kumulierte planktische Biomasse des Königssees bewegte sich 1992 zwischen  $4.5 \text{ g C m}^{-2}$  (Mitte September) und  $8.7 \text{ g C m}^{-2}$  (Anfang Mai). Der gewichtete Mittelwert betrug  $6.1 \text{ g C m}^{-2}$  (vgl. Tab. 39 und Abb. 54).

Zu je einem Drittel wurde die Gesamtbiomasse (0–100 m) von Phytoplanktern (excl. APP) und Bakterien gestellt. Die Crustaceen steuerten ein Viertel zur Gesamtbiomasse bei und APP sowie heterotrophe Flagellaten jeweils etwa ein Zwanzigstel. Ciliaten und Rotatorien hatten auch während ihres Biomassemaximums Anteile von weniger als 3 %. Das aus heterotrophen Flagella-

**Tab. 39: Flächenbezogene Biomasse des Gesamtplanktons der Wassersäule (0–100 m): Zeitgewichtete Mittelwerte der Zeitreihe von April bis Dezember (n=32); Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung ( $\text{mg C m}^{-2}$ ), Variationskoeffizient (%); Minimum-Maximum ( $\text{mg C m}^{-2}$ ). Prozentuale Anteile der Planktongruppen  $\pm$  Standardabweichung (%), Minimum und Maximum der prozentualen Anteile. Der farblose Dinoflagellat *Gymnodinium helveticum* wurde hier zu den heterotrophen Flagellaten gestellt. Mikrozooplankton=Ciliaten+Rotatorien+HNF. Carnivore Crustaceen=Cyclops Copepodit- und Adultstadien.**

Planktongesellschaft 0–100 m (n=32)	Mw. $\pm$ Std. ( $\text{mg C m}^{-2}$ )	Vk. (%)	Min.–Max. ( $\text{mg C m}^{-2}$ )	Anteil $\pm$ Std. (%)	Min.–Max. (%)
Summe Phytoplankton	2237 $\pm$ 674	30.1	1116–3540	36.4 $\pm$ 7.0	19.5–49.8
Phytopl. (excl. APP)	1958 $\pm$ 606	30.9	951–3064	31.8 $\pm$ 6.5	16.7–46.0
APP	279 $\pm$ 109	39.1	81– 477	4.6 $\pm$ 1.6	1.6– 7.6
Summe Bakterien	1954 $\pm$ 253	12.9	1514–2423	32.7 $\pm$ 4.9	24.5–42.4
Summe Mesozooplankton	1418 $\pm$ 612	43.1	382–2866	22.9 $\pm$ 8.4	7.0–42.5
herbivore Crust.	692 $\pm$ 538	77.8	138–2387	11.4 $\pm$ 9.1	2.5–34.3
carnivore Crust.	726 $\pm$ 354	48.8	244–1556	11.4 $\pm$ 3.3	4.5–18.0
Summe Mikrozooplankton	497 $\pm$ 200	40.3	194– 966	8.0 $\pm$ 2.2	3.8–14.1
heterotr. Flagell.	360 $\pm$ 214	59.5	57– 850	5.7 $\pm$ 2.7	1.1–12.7
Ciliaten	103 $\pm$ 22	21.6	60– 143	1.7 $\pm$ 0.4	1.1– 2.7
Rotatorien	34 $\pm$ 17	51.7	5– 76	0.6 $\pm$ 0.3	0.1– 1.3
Summe Plankton	6106 $\pm$ 1229	20.1	4506–8657	–	–

**Tab. 40: Flächenbezogene Biomasse des Gesamtplanktons der euphotischen Zone (0–20 m): Zeitgewichtete Mittelwerte der Zeitreihe von April bis Dezember (n=32); Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung ( $\text{mg C m}^{-2}$ ), Variationskoeffizient (%); Minimum-Maximum ( $\text{mg C m}^{-2}$ ). Prozentuale Anteile der Planktongruppen  $\pm$  Standardabweichung (%), Minimum und Maximum der prozentualen Anteile. Der farblose Dinoflagellat *Gymnodinium helveticum* wurde hier zu den heterotrophen Flagellaten gestellt. Mikrozooplankton=Ciliaten+Rotatorien+HNF. Carnivore Crustaceen=Cyclops Copepodit- und Adultstadien.**

Planktongruppe 0–20 m (n=32)	mittlere Biomasse über die Zeitreihe			Biomasseanteil	
	Mw. $\pm$ Std. ( $\text{mg C m}^{-2}$ )	Vk. (%)	Min.–Max. ( $\text{mg C m}^{-2}$ )	Anteil $\pm$ Std. (%)	Min.–Max. (%)
Summe Phytoplankton	1305 $\pm$ 353	27.1	648–2115	37.7 $\pm$ 9.0	16.9–53.5
Phytopl. (excl. APP)	1132 $\pm$ 326	28.8	551–1815	32.6 $\pm$ 8.0	14.4–47.2
APP	173 $\pm$ 59	34.2	46– 367	5.1 $\pm$ 2.0	1.3– 8.3
Summe Bakterien	571 $\pm$ 160	28.0	329– 869	17.0 $\pm$ 5.7	8.6–26.1
Summe Mesozooplankton	1418 $\pm$ 612	43.1	382–2866	38.8 $\pm$ 11.2	19.3–63.3
herbivore Crust.	692 $\pm$ 538	77.8	138–2387	18.8 $\pm$ 13.1	5.0–49.7
carnivore Crust.	726 $\pm$ 354	48.8	244–1556	20.1 $\pm$ 6.7	10.0–34.3
Summe Mikrozooplankton	222 $\pm$ 66	29.8	94– 363	6.4 $\pm$ 1.8	2.7– 9.5
heterotr. Flagell.	148 $\pm$ 84	56.8	15– 303	4.1 $\pm$ 2.4	0.4– 7.7
Ciliaten	56 $\pm$ 18	31.6	29– 91	1.6 $\pm$ 0.5	0.9– 2.8
Rotatorien	27 $\pm$ 15	55.2	3– 71	0.8 $\pm$ 0.4	0.2– 2.1
Summe Plankton	3524 $\pm$ 723	20.5	1974–4801	–	–



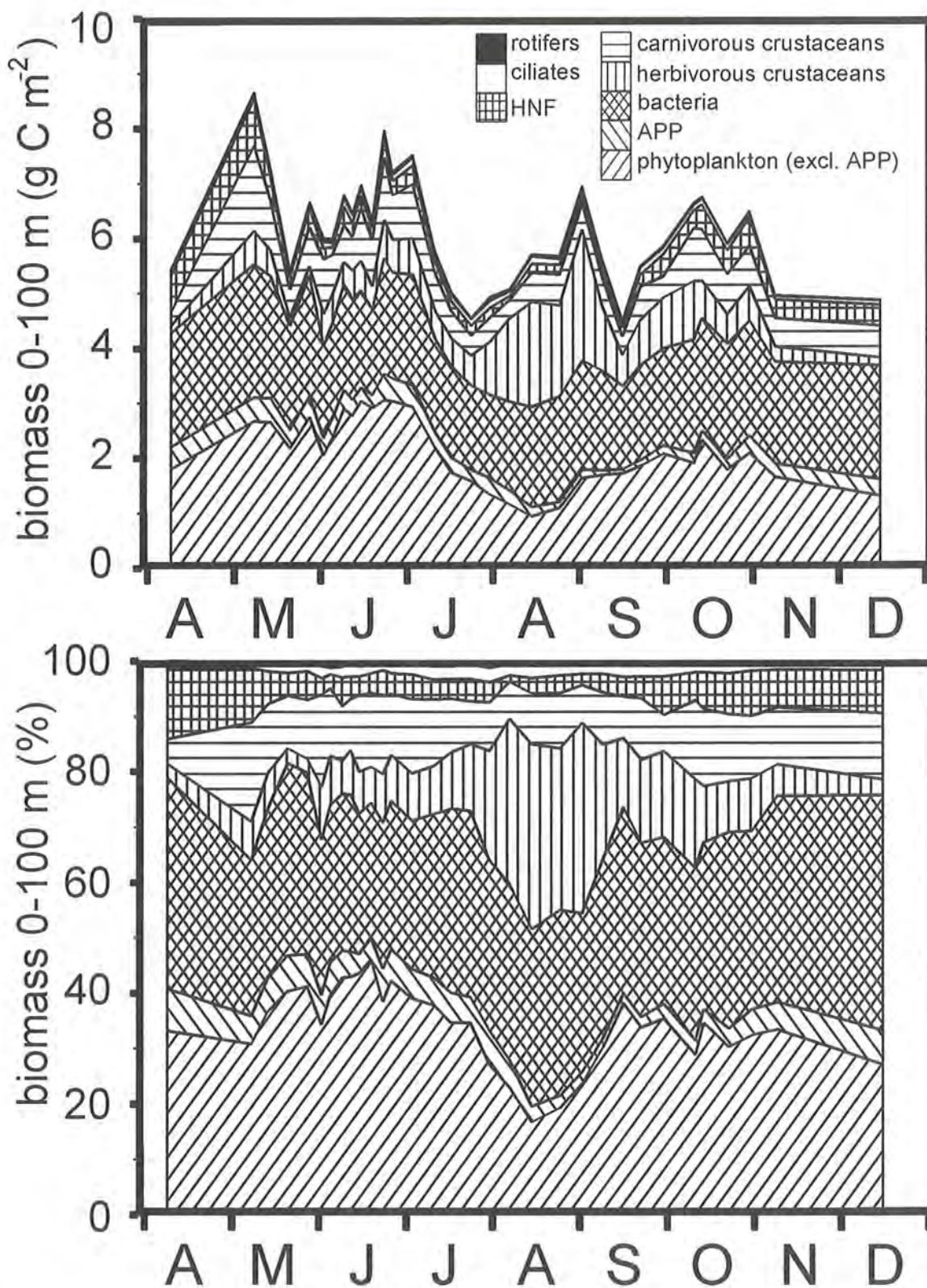
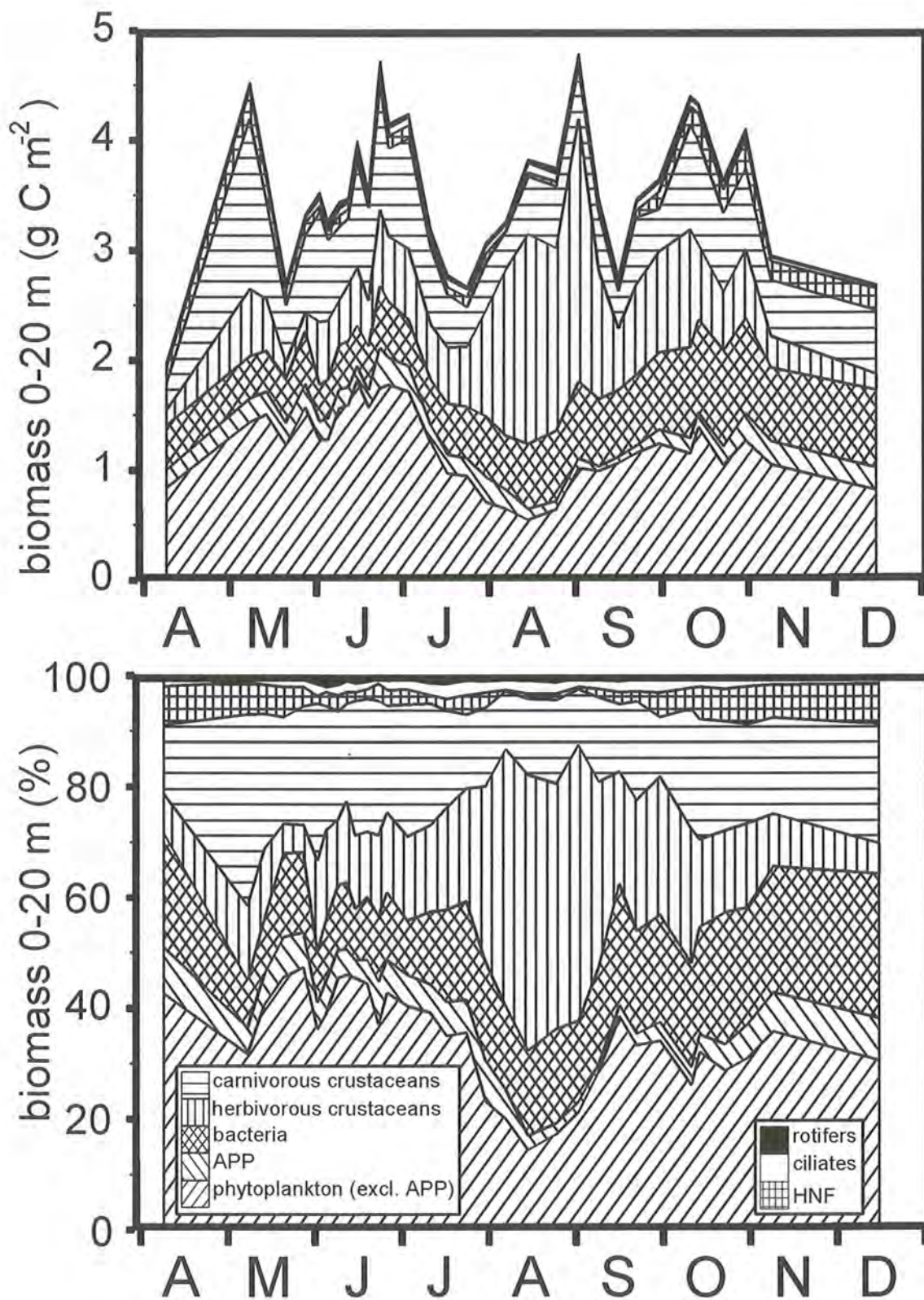


Abb. 54: Kumulierte planktische Biomasse 0–100 m: Absolut ( $\text{g C m}^{-2}$ , oben) und Anteile (% , unten) der Gruppen: Rotatorien, Ciliaten, heterotrophe Nanoflagellaten (HNF), carnivore Crustaceen (*Cyclops* Copepodit- und Adultstadien), herbivore Crustaceen, Bakterien, autotrophes Picoplankton (APP) und Phytoplankton (ohne APP).





**Abb. 55:** Kumulierte planktische Biomasse 0-20 m: Absolut ( $\text{g C m}^{-2}$ , oben) und Anteile (% , unten) der Gruppen: Rotatorien, Ciliaten, heterotrophe Nanoflagellaten (HNF), carnivore Crustaceen (*Cyclops* Copepodit- und Adultstadien), herbivore Crustaceen, Bakterien, autotrophes Picoplankton (APP) und Phytoplankton (ohne APP).



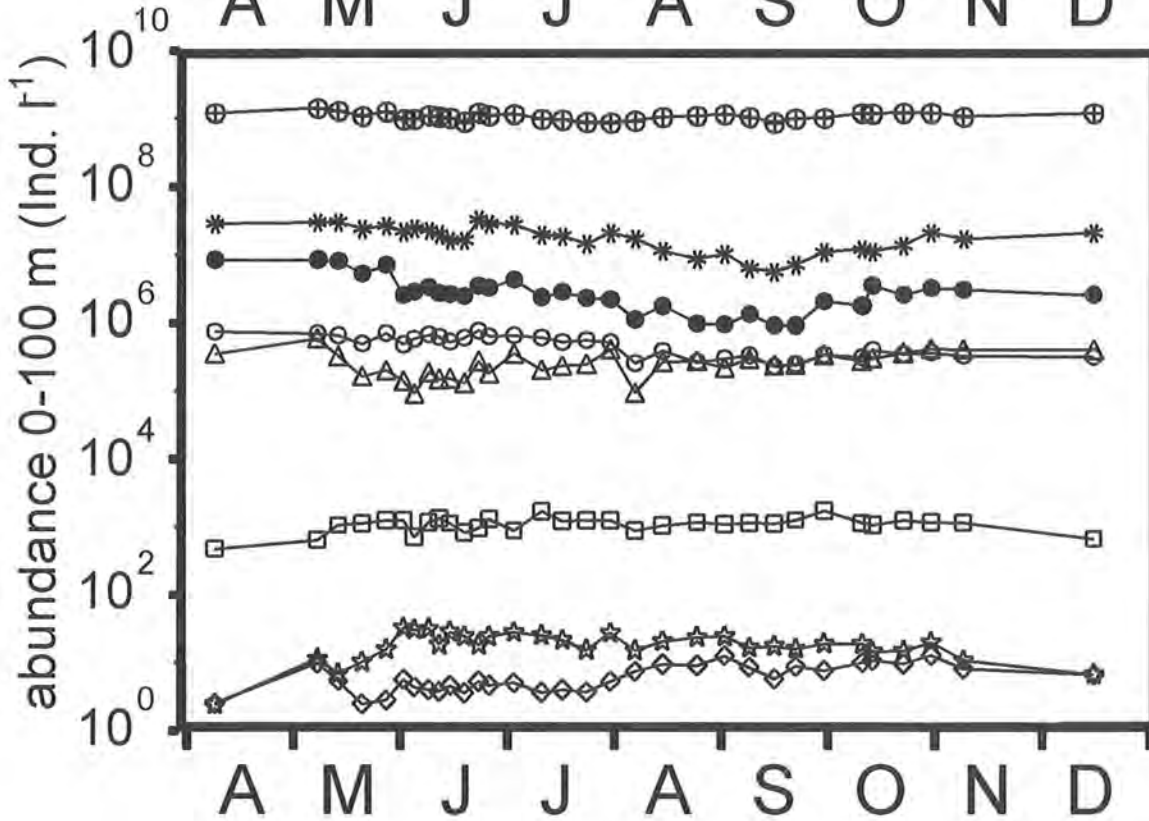
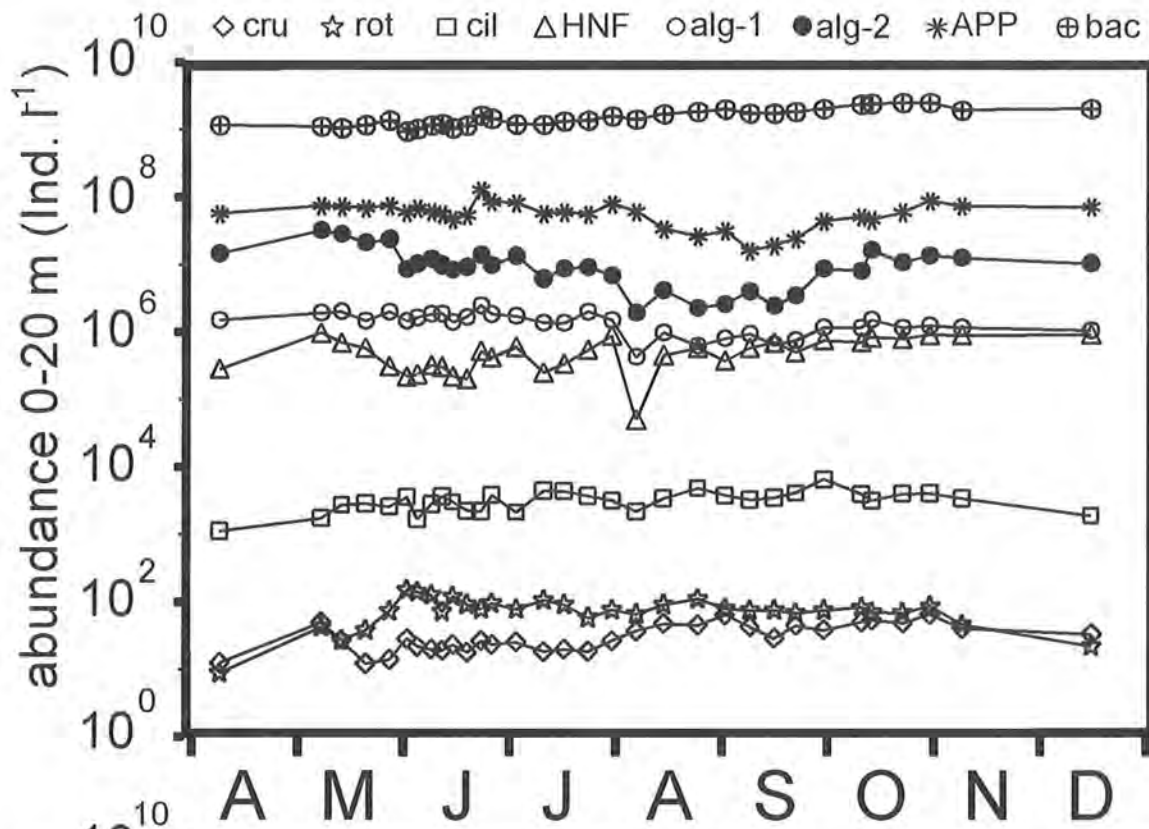


Abb. 56: Mittlere Abundanzen (Ind. l<sup>-1</sup>) der gesamten Planktongesellschaft, 0-20 m (oben) und 0-100 m (unten): cru=Crustaceen, rot=Rotatorien, cil=Ciliaten, HNF=heterotrophe Nanoflagellaten, alg-1=Phytoplankton (Kolonien als Einzelzellen), alg-2=Phytoplankton (Kolonien als eine Einheit), APP=autotrophes Pikoplankton, bac=Bakterien.

Tab. 41: Mittlere Abundanzen in den obersten 20 m und der gesamten Wassersäule: Faktor zur Größenordnung (F), gewichteter Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung (Ind. l<sup>-1</sup>), Variationskoeffizient (%), minimale und maximale mittlere Abundanz (Ind. l<sup>-1</sup>), Verhältnis von Wertebereich oder „range“ zu Mittelwert (Ra./Mw.) und Maximalwert zu Mittelwert (Max./Mw.).

Planktongruppe 0–20 m (n=32)	x F	Mw. Abu. $\pm$ Std. (Ind. l <sup>-1</sup> )	Vk. (%)	Min.–Max. (Ind. l <sup>-1</sup> )	Ra./Mw.	Max./Mw.
Bakterien	10 <sup>9</sup>	1.656 $\pm$ 0.464	28.0	0.955– 2.520	0.9	1.5
APP	10 <sup>7</sup>	6.040 $\pm$ 2.067	34.2	1.616–12.842	1.9	2.1
Phytoplankton (Einzelzellen)	10 <sup>7</sup>	1.228 $\pm$ 0.887	72.2	0.191– 3.196	2.4	2.6
Phytoplankton (Kolonien)	10 <sup>6</sup>	1.331 $\pm$ 0.454	34.1	0.423– 2.464	1.5	1.9
HNF (ohne <i>Gymnodinium</i> )	10 <sup>5</sup>	6.339 $\pm$ 2.665	42.0	0.500– 9.591	1.4	1.5
Ciliaten	10 <sup>3</sup>	3.044 $\pm$ 1.158	38.0	1.117– 6.453	1.8	2.1
Rotatorien	10 <sup>1</sup>	6.564 $\pm$ 3.200	48.8	0.877–14.947	2.1	2.3
Crustaceen	10 <sup>1</sup>	3.570 $\pm$ 1.400	39.2	1.225– 6.437	1.5	1.8
0–100 m (n=32)						
Bakterien	10 <sup>9</sup>	1.133 $\pm$ 0.147	12.9	0.877– 1.405	0.5	1.2
APP	10 <sup>7</sup>	1.952 $\pm$ 0.763	39.1	0.568– 3.336	1.4	1.7
Phytoplankton (Einzelzellen)	10 <sup>6</sup>	3.477 $\pm$ 2.436	70.1	0.917– 8.405	2.2	2.4
Phytoplankton (Kolonien)	10 <sup>5</sup>	4.590 $\pm$ 1.693	36.9	2.280– 7.690	1.2	1.7
HNF (ohne <i>Gymnodinium</i> )	10 <sup>5</sup>	3.222 $\pm$ 1.304	40.5	0.903– 5.874	1.5	1.8
Ciliaten	10 <sup>3</sup>	1.019 $\pm$ 0.299	29.4	0.471– 1.714	1.2	1.7
Rotatorien	10 <sup>1</sup>	1.643 $\pm$ 7.480	45.5	0.245– 3.258	1.8	2.0
Crustaceen	10 <sup>0</sup>	7.141 $\pm$ 2.800	39.2	2.449–12.873	1.5	1.8

ten, Ciliaten und Rotatorien bestehende Mikrozooplankton bildete knapp 10 % der Gesamtbiomasse.

In den obersten 20 Metern, der euphotischen und daher biologisch besonders bedeutsamen Zone, lag im Durchschnitt eine Gesamtbiomasse von 3.5 g C m<sup>-2</sup> vor. Die Werte variierten zwischen 2.0 g C m<sup>-2</sup> (Anfang April) und 4.8 g C m<sup>-2</sup> (Anfang September; vgl. Tab. 40 und Abb. 55).

Damit lagen im obersten Fünftel der Wassersäule durchschnittlich knapp 60 % der Gesamtbiomasse vor (Anteil 0–20 m: 57.8 $\pm$ 6.4 %; Minimum-Maximum: 36.2–69.0 %). In beide Summen (0–20 m und 0–100 m) gingen die Crustaceen mit einer durchschnittlichen Biomasse von 1.4 g C m<sup>-2</sup> ein. Es war nicht Ziel dieser Untersuchung, die Verteilung der größtenteils zu tagperiodischen Vertikalwanderungen befähigten Crustaceen-Populationen im Tiefenprofil zu bearbeiten. Unter der Annahme, daß die sich tagsüber in größerer Tiefe aufhaltenden Crustaceen sich nachts im oberflächennahen Bereich ernähren, kann die Gesamtbiomasse der Crustaceen sowohl auf die gesamte Wassersäule als auch auf die obersten 20 m bezogen werden. Wird diese Gruppe aus dem Vergleich der beiden Bereiche herausgenommen, liegen immer noch knapp die Hälfte der Gesamtbiomasse in den obersten 20 m vor (im Durchschnitt: 45.3 $\pm$ 5.2 %, Minimum-Maximum: 31.4–53.4 %).

Den größten Anteil an der Gesamtbiomasse der obersten 20 m hatten mit zwei Fünfteln die Crustaceen (s.o.). Der Anteil der Bakterienbiomasse betrug nur ein Fünftel, diese im Tiefenprofil nahezu homogen verteilte Gruppe erreichte bei einer Kumulation über 20 m vergleichsweise sehr viel geringere prozentuale Anteile als die in den obersten Metern akkumulierenden Gruppen. Dies gilt tendenziell auch für die heterotrophen Flagellaten. Alle anderen Gruppen (Phytoplankton, APP, Cilia-

ten und Rotatorien) wiesen in 0–20 m und in 0–100 m nahezu identische Anteile auf, verringerten ihre Abundanz im Tiefenprofil also in ähnlicher Weise.

Mit Variationskoeffizienten von 20.1 % (0–100 m) und 20.5 % (0–20 m) war die Gesamtbiomasse der Planktongesellschaft des Königssees während der Vegetationsperiode 1992 (April bis Dezember) äußerst ausgeglichen. Nur bei drei Gruppen, den herbivoren Crustaceen, den heterotrophen Flagellaten und den Rotatorien, unterschieden sich Maximum und Minimum um den Faktor 10–20 (15–35 in 0–20 m). Die Variationskoeffizienten einzig dieser drei Gruppen lagen über 50 % (bis knapp 80 %). Die Biomassen aller anderen Gruppen änderten sich zwischen April und Dezember um weniger als eine Größenordnung.

### 3.8.2 Gesamtabundanz der Gruppen

Die logarithmisch skalierte Darstellung der mittleren Abundanz aller sieben bearbeiteten Planktongruppen in Abbildung 56 und der Absolutwerte in Tabelle 41 zeigt noch einmal die hohe Konstanz der Organismengruppen im Königssee.

Kolonien (Organismenverbände) traten 1992 im Königssee einzig beim Phytoplankton auf (z.B. *Uroglena*, *Fragillaria*, *Asterionella*, *Dinobryon*). Je nach Fragestellung werden diese Kolonien im weiteren als ein Organismus oder als eine artspezifische Anzahl von Einzelzellen behandelt. Einzig die als Einzelzellen betrachteten Phytoplankter wiesen Variationskoeffizienten von mehr als 50 % auf (Die im Vergleich hierzu sehr viel geringere Variabilität der Biomasse ist auf Änderungen der Artenzusammensetzung zurückzuführen). Am konservativsten verhielten sich die Bakterien, deren Abundanz Variationskoeffizienten von weniger als 30 % in der euphotischen Zone und weniger als 20 % in der gesamten



Wassersäule aufwies. Die Variationskoeffizienten aller anderen Gruppen lagen (sowohl in den obersten 20 m als auch in der gesamten Wassersäule) zwischen knapp 30 % und 50 %.

Auch beim Vergleich von Wertebereich (Differenz von Maximum und Minimum) und Mittelwert waren es die beiden oben erwähnten Gruppen und in geringem Maße auch die Rotatorien, die Extremwerte aufwiesen. Bei allen anderen Gruppen war der Wertebereich um einen Faktor zwei größer als der Mittelwert, ja selbst die Maximalwerte waren bei diesen Gruppen maximal 2.1 mal größer als die jeweiligen Mittelwerte. Auch für die variabelste Gruppe, das als Einzelzellen behandelte Phytoplankton, lag der Maximalwert nur 2.6 mal höher als der Mittelwert.

### 3.8.3 Kriterien der Phaseneinteilung

Um die jahreszeitlichen Änderungen in der Struktur der Biozönose herauszustellen, wurde die Entwicklung der Planktongesellschaft zu fünf Phasen zusammengefaßt. Da nur wenige planktische Organismengruppen eine ausgeprägte Jahresdynamik (vgl. Absch. 3.8.1 und 3.8.2 sowie 3.2 bis 3.7) aufwiesen, wurde der Schwerpunkt bei der Phaseneinteilung auf physikalische Parameter gelegt. Dabei wurden besonders die Temperaturdifferenzen im Tiefenprofil ( $dT$ ) als Maß der lokalen Stabilität und die Gesamtarbeit ( $G$ ) als Maß der gesamten Schichtungsstabilität sowie die Sichttiefe ( $z_s$ ) herangezogen (vgl. Tab. 42).

- Phase I: Instabile Stratifikation, Temperaturdifferenzen stets  $<1^\circ\text{C m}^{-1}$ , Gesamtarbeit ( $G$ ) gering,  $z_s$  erreicht ein erstes relatives Minimum, Phytoplankton zunehmend, Anteil des freißbaren Phytoplanktons (Partikeldurchmesser  $<30\ \mu\text{m}$ ) ca. 50 %, Jahresmaximum der carnivoren Copepoden, Rotatorien, Ciliaten und Bakterien gering.
- Ende I: Letzte Messung vor dem Auftreten von Temperaturdifferenzen  $>1^\circ\text{C m}^{-1}$ .
- Phase II: Zunehmende Stabilität, kurzzeitig Temperaturgradienten  $>1^\circ\text{C m}^{-1}$ , Gesamtarbeit nimmt zu (zwei relative Maxima),  $z_s$  durchläuft erstes relatives Maximum, Jahresmaximum des Phytoplanktons, des APP und der Rotatorien, Anteil des freißbaren Phytoplanktons ca. 50 %, relatives Maximum der carnivoren Copepoden.
- Ende II: Letzte Messung, bevor Temperaturdifferenzen ( $>1^\circ\text{C m}^{-1}$ ) über einen längeren Zeitraum und mehrere Tiefenstufen bestehen.
- Phase III: Stabile Schichtung, durchgängig Temperaturdifferenzen  $>1^\circ\text{C m}^{-1}$  über mehrere Meter, Jahresmaximum der Gesamtarbeit,  $z_s$  stark schwankend, Jahresmaxima der herbivoren Crustaceen und der Ciliaten, Minima des Phytoplanktons und der heterotrophen Flagellaten („Sommerloch“), Anteil des freißbaren Phytoplanktons übersteigt 50 %.
- Ende III: Temperaturdifferenzen nicht mehr durchgängig  $>1^\circ\text{C m}^{-1}$ , Crustaceenmaximum beendet.
- Phase IV: Abnehmende Stabilität, aber kurzzeitig bestehen noch Temperaturdifferenzen  $>1^\circ\text{C m}^{-1}$ , Gesamtarbeit tendenziell abnehmend,  $z_s$  mit Schwankungen zunehmend,

**Tab. 42: Phaseneinteilung: Wichtige Parameter während fünf Entwicklungsphasen der Planktongesellschaft: Anzahl der Meßserien pro Phase für physikalische und biologische Parameter ( $n_{(\text{phy.})}$  /  $n_{(\text{bio.})}$ ); Stratifikationszustand anhand von Temperaturdifferenzen ( $dT$  in  $^\circ\text{C m}^{-1}$ ); im weiteren jeweils 1. Zeile: zeitgewichteter Phasenmittelwert  $\pm$  Standardabweichung (Anzahl der Meßserien w.o.) sowie 2. Zeile: Minimum-Maximum und 3. Zeile: Wahrscheinlichkeit für Übereinstimmung mit der nachfolgenden Phase (Wilcoxon-Test;  $p < 0.05$ =signifikanter und  $p < 0.01$ =hochsignifikanter Unterschied). Durchschnittstemperatur (0–20 m in  $^\circ\text{C}$ ); Stabilität der Stratifikation gemessen an der Gesamtarbeit ( $G=S+B$  in  $\text{KJ m}^{-2}$ ); Sichttiefe ( $z_s$  in m); flächenbezogene Gesamtbiomasse des Planktons in 0–100 m ( $\text{mg C m}^{-2}$ ).**

Parameter		Phase I 9.4.–21.5.	Phase II 28.5.–7.7.	Phase III 20.7.–9.9.	Phase IV 12.9.–14.10.	Phase V 23.10.–16.12.
$n$ (phy./bio.)		4 / 4	14 / 12	12 / 7	8 / 5	6 / 4
Stratifikation $dT$ ( $^\circ\text{C m}^{-1}$ )		instabil < 1	zunehmend z.T. > 1	stabil > 1	abnehmend z.T. > 1	instabil < 1
$\bar{\sigma}$ Temp. 0–20 m ( $^\circ\text{C}$ ) Unterschiedshyp.	Mw.±Stab.: Min.-Max.: Test:	6.9±1.2 4.3–8.3 <b>p(I-II)=0.0035</b>	9.1±0.7 8.3–10.3 <b>p(II-III)=0.0001</b>	11.2±0.7 10.0–12.0 <b>p(III-IV)=0.0049</b>	9.9±0.5 8.9–10.4 <b>p(IV-V)=0.0024</b>	5.9±1.5 4.7–8.2 –
Gesamtarbeit ( $\text{KJ m}^{-2}$ ) Unterschiedshyp.	Mw.±Stab.: Min.-Max.: Test:	1.1±0.5 0.01–1.9 <b>p(I-II)=0.0035</b>	2.9±0.6 2.0–4.0 <b>p(II-III)=0.0001</b>	5.8±1.0 3.8–7.4 <b>p(III-IV)=0.0014</b>	3.6±0.6 2.5–4.3 <b>p(IV-V)=0.0024</b>	0.6±0.6 0.1–1.6 –
Sichttiefe (m) Unterschiedshyp.	Mw.±Stab.: Min.-Max.: Test:	8.5±3.4 6.0–16.0 <b>p(I-II)=0.9576</b>	7.1±1.1 4.9–8.9 <b>p(II-III)=0.3815</b>	7.6±2.3 2.1–11.1 <b>p(III-IV)=0.1048</b>	9.5±2.5 5.0–11.6 <b>p(IV-V)=0.2195</b>	10.4±0.6 9.9–11.9 –
Gesamtbiomasse: 0–100 m ( $\text{mg C m}^{-2}$ ) Unterschiedshyp.	Mw.±Stab.: Min.-Max.: Test:	7560±1442 5412–8657 <b>p(I-II)=0.9517</b>	6492± 828 5011–7974 <b>p(II-III)=0.0127</b>	5545± 715 4565–6951 <b>p(III-IV)=0.6261</b>	5856± 821 4506–6752 <b>p(IV-V)=0.7133</b>	5245± 601 4879–6504 –

Phytoplankton und APP zunehmend, Anteil des freißbaren Phytoplanktons zunehmend, relatives Maximum der herbivoren Crustaceen.  
 Ende IV: Letzte Messung mit Temperaturdifferenzen  $>1^{\circ}\text{C m}^{-1}$ .  
 Phase V: Instabile Schichtung, Temperaturdifferenzen stets  $<1^{\circ}\text{C m}^{-1}$ , Gesamtarbeit stark abnehmend,  $z_s$  auf hohem Wert stabilisiert, Phytoplankton und APP leicht rückläufig, Anteil des freißbaren Phytoplanktons hoch. Crustaceen und Rotatorien abnehmend.  
 Ende V: Untersuchungsende im Dezember.

Die Phasenlänge wurde so gewählt, daß nie weniger als vier Probenreihen biologischer Parameter in eine Phase fielen (bei den physikalischer Parametern war die Anzahl der in die Berechnung eingehenden Probenreihen meist etwas höher).

### 3.8.4 Entwicklung wichtiger Parameter nach Phasen

In Tabelle 42 sind die Mittelwerte der zur Phaseneinteilung herangezogenen Parameter sowie die flächenbezogene Gesamtbiomasse (0–100 m) für die einzelnen Phasen zusammengestellt, die entsprechende Gesamtbiomasse der euphotischen Zone (0–20 m) findet sich in Tabelle 43, dort ist die Gesamtbiomasse auch nach einzelnen Gruppen aufgeschlüsselt (vgl. auch Tab. 44). Als Maß der Stratifikation des Sees wurde die Schichtungsstabilität des gesamten Wasserkörpers (Gesamtarbeit=Stabilität+Windarbeit in  $\text{KJ m}^{-2}$ ) und die – anhand der Temperaturdifferenzen (in  $^{\circ}\text{C m}^{-1}$ ) abgeschätzte – lokale Stabilität der Stratifikation herangezogen. Die Mittelwerte der Gesamtarbeit aller Phasen unterschieden sich hochsignifikant voneinander. Einzige

Tab. 43: Biomasse (0–20 m in  $\text{mg C m}^{-2}$ ) der Plankton-Gesellschaft während fünf Entwicklungsphasen; Jeweils zeitgewichteter Phasenmittelwert  $\pm$  Standardabweichung sowie Minimum-Maximum. Die p-Werte in den Spalten geben die Wahrscheinlichkeit für Übereinstimmung mit der nachfolgenden Phase an (Wilcoxon-Test;  $p<0.05$ =signifikanter und  $p<0.01$ =hochsignifikanter Unterschied).

Planktongruppe ( $\text{mg C m}^{-2}$ )	Phase I 9.4.–21.5.	Phase II 28.5.–17.7.	Phase III 20.7.–9.9.	Phase IV 12.9.–14.10.	Phase V 23.10.–16.12
Summe Phytoplankton	1534 $\pm$ 235 1002–1716 p(I-II)=0.1016	1674 $\pm$ 288 1143–2114 <b>p(II-III)=0.0005</b>	899 $\pm$ 178 648–1108 <b>p(III-IV)=0.0058</b>	1284 $\pm$ 114 1121–1525 p(IV-V)=0.5403	1149 $\pm$ 171 821–1268 –
Phytoplankton (excl. APP)	1330 $\pm$ 218 838–1508 p(I-II)=0.0787	1476 $\pm$ 258 971–1815 <b>p(II-III)=0.0008</b>	780 $\pm$ 180 551–1018 <b>p(III-IV)=0.0058</b>	1176 $\pm$ 89 1066–1392 p(IV-V)=0.1779	943 $\pm$ 161 821–1268 –
APP	204 $\pm$ 17 164–214 p(I-II)=0.5853	198 $\pm$ 57 133–367 <b>p(II-III)=0.0384</b>	120 $\pm$ 58 46–226 p(III-IV)=0.6261	108 $\pm$ 38 55–145 <b>p(IV-V)=0.0200</b>	206 $\pm$ 21 172–250 –
Summe Mesozooplankton	1596 $\pm$ 736 382–2162 p(I-II)=0.5853	1290 $\pm$ 290 877–1832 <b>p(II-III)=0.0312</b>	1955 $\pm$ 608 901–2866 p(III-IV)=0.1939	1497 $\pm$ 418 895–2022 p(IV-V)=0.1113	890 $\pm$ 255 725–1355 –
herbivore Crustaceen	457 $\pm$ 207 138–606 p(I-II)=0.2029	494 $\pm$ 146 167–691 <b>p(II-III)=0.0015</b>	1488 $\pm$ 566 544–2387 p(III-IV)=0.0740	857 $\pm$ 191 561–1096 p(IV-V)=0.0373	281 $\pm$ 189 145–624 –
carnivore Crustaceen	1140 $\pm$ 534 244–1556 p(I-II)=0.7618	796 $\pm$ 189 483–1141 <b>p(II-III)=0.0011</b>	467 $\pm$ 81 339–562 p(III-IV)=0.4168	640 $\pm$ 272 334–953 p(IV-V)=0.9025	608 $\pm$ 74 510–732 –
Summe Bakterien	391 $\pm$ 12 366–407 p(I-II)=0.2747	429 $\pm$ 59 329–563 <b>p(II-III)=0.0027</b>	585 $\pm$ 75 472–697 <b>p(III-IV)=0.0348</b>	723 $\pm$ 93 607–844 p(IV-V)=0.3252	744 $\pm$ 77 671–869 –
Summe Mikrozooplankton	278 $\pm$ 60 176–324 p(I-II)=0.2493	190 $\pm$ 25 150–227 <b>p(II-III)=0.0251</b>	151 $\pm$ 30 94–188 p(III-IV)=0.1044	233 $\pm$ 66 145–344 p(IV-V)=0.5403	260 $\pm$ 46 225–363 –
heterotrophe Flagellaten	223 $\pm$ 57 137–268 <b>p(I-II)=0.0064</b>	85 $\pm$ 32 48–143 <b>p(II-III)=0.0201</b>	46 $\pm$ 28 8–91 <b>p(III-IV)=0.0348</b>	133 $\pm$ 61 61–253 p(IV-V)=0.1113	206 $\pm$ 30 174–279 –
Ciliaten	42 $\pm$ 5 36–54 p(I-II)=0.0602	62 $\pm$ 15 29–78 p(II-III)=0.3749	71 $\pm$ 11 57–91 p(III-IV)=0.8710	71 $\pm$ 10 55–84 p(IV-V)=0.662	40 $\pm$ 12 33–65 –
Rotatorien	13 $\pm$ 5 3–16 <b>p(I-II)=0.0044</b>	43 $\pm$ 12 27–71 <b>p(II-III)=0.0384</b>	34 $\pm$ 8 25–48 p(III-IV)=0.5160	30 $\pm$ 3 26–33 p(IV-V)=0.1113	14 $\pm$ 9 7–31 –
Summe Gesamtplankton	3800 $\pm$ 993 1965–4526 p(I-II)=0.5853	3584 $\pm$ 531 2779–4728 p(II-III)=0.7082	3590 $\pm$ 629 2667–4794 p(III-IV)=0.7453	3738 $\pm$ 620 2768–4406 p(IV-V)=0.3913	3043 $\pm$ 522 2691–4103 –



Tab. 44: Prozentuale Zusammensetzung der Plankton-Gesellschaft (0–20 m, biomassebezogen) während fünf Entwicklungsphasen: Jeweils zeitgewichteter Phasenmittelwert  $\pm$  Standardabweichung sowie Minimum-Maximum. Die p-Werte in den Spalten geben die Wahrscheinlichkeit für Übereinstimmung mit der nachfolgenden Phase an (Wilcoxon-Test;  $p < 0.05$  = signifikanter und  $p < 0.01$  = hochsignifikanter Unterschied).

Planktongruppe (% des Gesamtplanktons)	Phase I 9.4.–21.5.	Phase II 28.5.–17.7.	Phase III 20.7.–9.9.	Phase IV 12.9.–14.10.	Phase V 23.10.–16.12.
Summe Phytoplankton	42.1 $\pm$ 7.1 36.5–52.9 p(I-II)=0.6712	46.6 $\pm$ 4.0 41.0–53.7 <b>p(II-III)=0.0008</b>	25.9 $\pm$ 7.7 16.9–41.5 p(III-IV)=0.1044	35.0 $\pm$ 4.2 29.4–40.5 p(IV-V)=0.5403	38.0 $\pm$ 2.5 33.5–42.8 –
Phytoplankton (excl. APP)	36.4 $\pm$ 5.8 31.7–45.6 p(I-II)=0.8557	41.1 $\pm$ 4.2 35.0–47.3 <b>p(II-III)=0.0006</b>	22.3 $\pm$ 6.6 14.4–35.5 p(III-IV)=0.0513	32.2 $\pm$ 4.6 26.1–38.5 p(IV-V)=0.5403	31.0 $\pm$ 2.0 28.7–35.7 –
APP	5.7 $\pm$ 1.4 4.7–8.3 p(I-II)=0.3026	5.5 $\pm$ 1.0 3.3–7.7 p(II-III)=0.1632	3.6 $\pm$ 2.2 1.3–7.4 p(III-IV)=0.9999	2.8 $\pm$ 0.7 2.0–3.4 <b>p(IV-V)=0.0200</b>	6.9 $\pm$ 1.0 4.7–7.6 –
Summe Mesozooplankton	39.1 $\pm$ 11.6 19.4–47.8 p(I-II)=0.5048	35.8 $\pm$ 4.8 26.4–44.5 <b>p(II-III)=0.0046</b>	53.2 $\pm$ 9.5 33.8–63.4 p(III-IV)=0.0513	39.4 $\pm$ 5.3 32.3–45.9 p(IV-V)=0.0662	28.8 $\pm$ 3.1 26.8–34.4 –
herbivore Crustaceen	11.2 $\pm$ 3.3 5.3–13.4 p(I-II)=0.0787	13.8 $\pm$ 3.8 5.0–18.4 <b>p(II-III)=0.0005</b>	40.1 $\pm$ 10.2 20.4–49.8 <b>p(III-IV)=0.0230</b>	22.8 $\pm$ 2.8 15.8–25.1 <b>p(IV-V)=0.0200</b>	8.6 $\pm$ 4.2 5.4–15.2 –
carnivore Crustaceen	27.8 $\pm$ 8.5 12.4–34.4 p(I-II)=0.9517	22.0 $\pm$ 3.0 17.4–28.3 <b>p(II-III)=0.0005</b>	13.2 $\pm$ 2.0 10.0–15.2 p(III-IV)=0.2556	16.5 $\pm$ 4.8 10.6–21.7 p(IV-V)=0.9025	20.2 $\pm$ 1.8 17.3–21.6 –
Summe Bakterien	11.4 $\pm$ 4.4 8.6–20.6 p(I-II)=0.8557	12.2 $\pm$ 2.2 9.2–16.6 <b>p(II-III)=0.0011</b>	16.4 $\pm$ 1.3 14.5–17.9 <b>p(III-IV)=0.0058</b>	19.5 $\pm$ 1.3 18.5–21.9 <b>p(IV-V)=0.0373</b>	24.7 $\pm$ 1.9 21.1–26.2 –
Summe Mikrozooplankton	7.5 $\pm$ 0.6 7.0–9.0 <b>p(I-II)=0.0044</b>	5.4 $\pm$ 0.6 4.2–6.5 p(II-III)=0.1179	4.4 $\pm$ 1.4 2.6–7.0 p(III-IV)=0.0513	6.2 $\pm$ 1.1 4.7–7.9 <b>p(IV-V)=0.0373</b>	8.6 $\pm$ 0.4 7.6–8.8 –
heterotrophe Flagellaten	5.9 $\pm$ 0.5 5.2–7.0 <b>p(I-II)=0.0044</b>	2.3 $\pm$ 0.7 1.5–3.4 p(II-III)=0.0572	1.4 $\pm$ 1.1 0.3–3.4 <b>p(III-IV)=0.0348</b>	3.4 $\pm$ 1.2 1.8–5.8 <b>p(IV-V)=0.0373</b>	6.8 $\pm$ 0.6 5.8–7.3 –
Ciliaten	1.2 $\pm$ 0.4 0.9–1.8 p(I-II)=0.4306	1.8 $\pm$ 0.5 0.9–2.8 p(II-III)=0.2539	2.0 $\pm$ 0.4 1.5–2.7 p(III-IV)=0.6261	1.9 $\pm$ 0.3 1.5–2.3 p(IV-V)=0.0662	1.3 $\pm$ 0.2 1.1–1.8 –
Rotatorien	0.3 $\pm$ 0.1 0.2–0.5 <b>p(I-II)=0.0044</b>	1.2 $\pm$ 0.4 0.7–2.2 p(II-III)=0.1391	1.0 $\pm$ 0.2 0.6–1.3 p(III-IV)=0.2556	0.8 $\pm$ 0.1 0.6–1.0 p(IV-V)=0.1113	0.4 $\pm$ 0.2 0.3–0.7 –

Ausnahmen hiervon bildeten die einander im Schichtungsstatus entsprechenden (instabile Schichtung) Phasen I und V ( $p[I-V]=0.7491$ ), dies gilt auch für die Phasenmittelwerte der Durchschnittstemperatur der obersten 20 m ( $p[I-V]=0.9151$ ).

Die einander im Schichtungsstatus ebenfalls vergleichbaren Phasen II und IV (zunehmende bzw. abnehmende Stabilität der Stratifikation) waren – aufgrund der Tiefenverlagerung der Thermokline – bezüglich der Temperatur ( $p[II-IV]=0.0037$ ) und der Stabilität ( $p[II-IV]=0.0057$ ) hochsignifikant unterschieden.

Die Mittelwerte der Sichttiefe aufeinander folgender Phasen wiesen keine signifikanten Unterschiede auf. Hochsignifikant waren die Phasen II und III von der Phase V unterschieden ( $p[II-V]=0.0006$ ,  $p[III-V]=0.0032$ ), signifikante Unterschiede bestanden zwischen den Phasen II und IV ( $p[II-IV]=0.0439$ ).

Die Gesamtbiomasse der Planktongesellschaft zeigte, mit einer Ausnahme, keine signifikanten Unterschiede zwischen einzelnen Phasen. Während in den obersten 20 Metern kein Unterschied der durchschnittlichen Gesamtbiomasse zwischen den Phasen II und III bestand,

war die Abnahme der über 100 m kumulierten Werte signifikant. Dies zeigte eine zunehmende Präferenz für die obersten 20 m während der Hauptstagnationsphase. Von Phase IV zu Phase V bestand ein rückläufiger, aber nicht signifikanter Trend der Gesamtbiomasse (vgl. Tab. 42 und 43).

Deutlich zu erkennen ist das ausgeprägte Sommermaximum der herbivoren Crustaceen (hier vor allem Cladoceren). Deren Biomasse verdreifachte sich in hochsignifikanter Weise von Phase II zu Phase III, ein signifikanter Rückgang erfolgte dann wieder von Phase IV auf Phase V. Die potentiell carnivoren Crustaceen (Copepodit- und Adultstadien von *Cyclops abyssorum*) hingegen bildeten ihr Maximum in Phase I aus, anschließend war ihre Biomasse rückläufig bis Phase III und stabilisierte sich in Phase IV und V auf mittlerem Niveau (wobei nur der Rückgang von Phase II auf Phase III signifikant war).

In Phase III lag weniger als 1 g C m<sup>-2</sup> Gesamtphytoplankton vor, wohingegen es in Phase I und II über 1.5 g C m<sup>-2</sup> und in den Phasen IV und V 1.2 g C m<sup>-2</sup> waren. Dieses Phytoplanktonminimum im stabil ge-

schichteten See unterschied sich hochsignifikant von der vorhergehenden und der nachfolgenden Zeit. Die Entwicklung der APP-Biomasse zeigte einen ähnlichen Verlauf, allerdings erfolgte ein signifikanter Anstieg erst von Phase IV auf Phase V.

Die Biomasse der Bakterien stieg von Phase II bis Phase IV steil an (signifikante Unterschiede der Phasen-Mittelwerte). Im Dezember lag in den obersten 20 m der Wassersäule eine beinahe doppelt so hohe Biomasse wie im April vor.

Die Biomasse der Ciliaten lag in Phase II bis IV um den Faktor 1.5 höher als in Phase I und V. Die Mittelwerte aufeinander folgender Phasen wiesen keine signifikanten Unterschiede auf. Eine ähnliche Entwicklung zeigten die Rotatorien, diese bildeten allerdings schon in Phase II ein Maximum aus, der Mittelwert der Biomasse in Phase II unterschied sich signifikant von den Mittelwerten in Phase I und Phase III. Die heterotrophen Flagellaten erreichten maximale Werte in Phase I und V, in der warmen Jahreszeit hingegen (Phase II und III) lag ihre Biomasse bis zu fünfmal niedriger. Darin ähnelte die Entwicklung der heterotrophen Flagellaten derjenigen der autotrophen Organismen. Der Rückgang der Biomasse von Phase I bis Phase III war ebenso signifikant wie der Wiederanstieg von Phase III zu Phase IV. Die hohe HNF-Biomasse im ungeschichteten See prägte den Verlauf der Mikrozooplankton-Biomasse. Diese nahm von Phase I auf Phase III ab und erreichte in Phase V wieder den Ausgangswert (nur die Abnahme von Phase II auf Phase III war signifikant).

Das Phytoplankton stellte in den Phasen I und II knapp die Hälfte und in den Phasen IV und V ein Drittel der Gesamtbiomasse, nur in Phase III nahm der Anteil auf ein Viertel ab. Der Anteil des APP war in Phase I und II unverändert, fiel dann ab, so daß in Phase IV der APP-Anteil nur die Hälfte des in Phase I und II erreichten Wertes betrug. Von Phase IV auf Phase V verdoppelte sich die

Biomasse des APP, was bei sinkender Gesamtbiomasse eine signifikante Steigerung des prozentualen Anteils um den Faktor 2.5 bewirkte.

Der Anteil der Bakterienbiomasse in den obersten 20 m der Wassersäule betrug in Phase I und II nahezu konstant ein Zehntel der Gesamtbiomasse, er verdoppelte sich von da bis Phase V (die Phasenmittelwerte dieser Zeit waren hochsignifikant verschieden). Der sich von Phase IV auf V verlangsamenen Zunahme der absoluten Bakterienbiomasse entsprach, bei abnehmender Gesamtbiomasse, keine Verlangsamung der Erhöhung des prozentualen Anteils.

Der Anteil der Crustaceen stimmte in den Phasen I, II und IV weitgehend mit deren jahresdurchschnittlichem Anteil von knapp 40 % überein. In Phase III, als die herbivoren Crustaceen ihr Maximum ausbildeten und alleine einen Anteil von 40 % (bei einem Jahresdurchschnittswert von 20 %) hatten, lag der Gesamtanteil der Crustaceen mit über 50 % deutlich über dem Jahresdurchschnittswert. In Phase V verursachten geringe Biomassen herbivorer Crustaceen einen unterdurchschnittlichen Anteil der Crustaceen. Die Änderungen von Phase II auf Phase III waren für alle Mesozooplankter hochsignifikant.

Der Anteil der Mikrozooplankter (heterotrophe Flagellaten, Ciliaten und Rotatorien) sank von Phase I bis Phase III und stieg dann wieder soweit an, daß in Phase V ein geringfügig (nicht signifikant) höherer Wert als in Phase I erreicht wurde. Der Anteil der heterotrophen Flagellaten nahm von Phase I bis Phase III durchgängig ab und stieg von da an wieder auf seinen Ausgangswert. Der (insgesamt äußerst geringe) Anteil der Rotatorien vervierfachte sich von Phase I auf Phase II, nahm dann bis Phase IV langsam ab, und von Phase IV auf Phase V halbierte sich der Anteil der Rotatorien, so daß in Phase V wieder ähnlich niedrige Werte wie in Phase I vorlagen. Die Ciliaten zeigten eine Zunahme ihres relativen Anteils von Phase I bis Phase III und eine anschlie-

Tab. 45: Parameter linearer Regressionen der normalisierten Biomasse-Größenspektren (Größenklassen -7 bis 24) für 0-20 m (oben) und 0-100 m (unten): Mittelwerte der Vegetationsperiode (Untersuchungszeitraum von April bis Dezember) und einzelner Entwicklungsphasen ( $y=ax+b$ ; SE=Standardfehler;  $r^2$ =Regressionskoeffizient). Koloniebildende Organismen einmal als Einzelzellen und einmal als eine Einheit behandelt. ((\* sig. und (\*\*)) hochsig. Unterschied zu -1; keine der Phasen unterschied sich signifikant vom Mittelwert der Vegetationsperiode).

Zeitraum $y=ax+b$	Kolonien als Einzelzellen			Kolonien als eine Einheit		
	$a \pm SE$	$b \pm SE$	$r^2$	$a \pm SE$	$b \pm SE$	$r^2$
Vegetationsperiode (0-20 m)	-1.031±0.038	11.72±0.47	0.96	-1.017±0.037	11.65±0.46	0.96
Phase I	-1.027±0.044	11.62±0.53	0.95	-1.006±0.043	11.61±0.51	0.95
Phase II	-1.049±0.042	11.78±0.52	0.96	-1.025±0.042	11.59±0.53	0.95
Phase III	-1.013±0.038	11.32±0.47	0.96	-1.004±0.038	11.24±0.47	0.96
Phase IV	-0.998±0.036	11.48±0.45	0.96	-0.996±0.035	11.49±0.44	0.96
Phase V	-1.022±0.036	11.62±0.43	0.97	-1.020±0.034	11.68±0.41	0.97
Vegetationsperiode (0-100 m)	-1.083±0.039 <sup>(*)</sup>	10.51±0.49	0.96	-1.069±0.039	10.46±0.49	0.96
Phase I	-1.098±0.046 <sup>(*)</sup>	10.76±0.55	0.95	-1.078±0.045	10.79±0.54	0.95
Phase II	-1.084±0.042	10.58±0.53	0.96	-1.061±0.043	10.43±0.54	0.95
Phase III	-1.063±0.039	10.07±0.49	0.96	-1.054±0.039	10.01±0.49	0.96
Phase IV	-1.038±0.038	10.05±0.48	0.96	-1.034±0.038	10.03±0.48	0.96
Phase V	-1.064±0.037	10.24±0.45	0.97	-1.061±0.036	10.27±0.43	0.97



Tab. 46: Parameter linearer Regressionen der normalisierten, reduzierten Biomasse-Größenspektren (Größenklassen 1–24) für 0–20 m (oben) und 0–100 m (unten): Mittelwerte der Vegetationsperiode (Untersuchungszeitraums von April bis Dezember) und einzelner Entwicklungsphasen ( $y=ax+b$ ; SE=Standardfehler;  $r^2$ =Regressionskoeffizient). Koloniebildende Organismen einmal als Einzelzellen und einmal als eine Einheit behandelt. Keine der Steigungen der Phasen unterschied sich signifikant von -1 oder vom Mittelwert der Vegetationsperiode.

Zeitraum $y=ax+b$	$a \pm SE$	$b \pm SE$	$r^2$	$a \pm SE$	$b \pm SE$	$r^2$
	Kolonien als Einzelzellen			Kolonien als eine Einheit		
Vegetationsperiode (0–20 m)	-1.026±0.064	11.68±0.92	0.92	-1.013±0.062	11.64±0.89	0.92
Phase I	-1.011±0.079	11.41±1.08	0.89	-1.012±0.075	11.74±1.03	0.90
Phase II	-1.076±0.072	12.23±1.03	0.91	-1.034±0.073	11.75±1.04	0.90
Phase III	-0.982±0.063	10.89±0.90	0.92	-0.971±0.062	10.79±0.89	0.92
Phase IV	-0.966±0.058	11.05±0.83	0.93	-0.974±0.056	11.21±0.80	0.93
Phase V	-0.965±0.060	10.83±0.82	0.93	-0.981±0.056	11.14±0.77	0.94
Vegetationsperiode (0–100 m)	-1.082±0.066	10.55±0.94	0.93	-1.070±0.064	10.54±0.92	0.93
Phase I	-1.080±0.081	10.55±1.11	0.89	-1.078±0.078	10.85±1.07	0.90
Phase II	-1.088±0.072	10.70±1.02	0.91	-1.050±0.072	10.32±1.04	0.91
Phase III	-1.042±0.064	9.81±0.92	0.92	-1.033±0.064	9.76±0.91	0.92
Phase IV	-1.019±0.061	9.83±0.87	0.93	-1.022±0.059	9.92±0.84	0.93
Phase V	-1.019±0.061	9.64±0.84	0.93	-1.028±0.058	9.85±0.80	0.94

Bende Abnahme auf den Ausgangswert. Hierbei zeigte keine der aufeinander folgenden Phasen signifikante Unterschiede. Einzig die Phasen III und V waren signifikant verschieden.

### 3.8.5.1 Kontinuität der Biomasse-Größenspektren

In dieser Untersuchung wird die Biomasseverteilung im Größenbereich von Bakterien (etwa 5–10 fg C Ind.  $^{-1}$ ) bis Crustaceen (etwa 10–20  $\mu$ g C Ind.  $^{-1}$ ) untersucht (vgl. Abb. 57 und 58). Dies entspricht 32 im dualen Logarithmus des Individualgewichts skalierten Größenklassen von  $2^{-7}$  pg C Ind.  $^{-1}$  bis  $2^{24}$  pg C Ind.  $^{-1}$ . Im Durchschnitt (0–20 m) entfielen  $5506 \pm 6532$  pg C  $ml^{-1}$  (Variationskoeffizient 118.6 %, Wertebereich 105–34565 pg C  $ml^{-1}$ ,  $n=32$ ) auf jede Größenklasse. Die maximale Besetzung unterschied sich somit um 2.5 Größenordnungen von der minimalen Besetzung. Lücken im Spektrum, also Größenbereiche ohne nachweisbare Biomasse, wurden nicht gefunden. Allerdings bestanden drei Bereiche mit, im Vergleich zum Mittelwert aller Größenklassen, geringer Biomasse (hier definiert als Größenklassen, deren Biomassekonzentration im Mittel der Vegetationsperiode  $<10^3$  pg C  $ml^{-1}$  war) und zwei Bereiche höherer Biomasse (hier definiert als Mittelwert der Vegetationsperiode  $>10^4$  pg C  $ml^{-1}$ ). Es waren dies:

- die Größenklassen 0 und +1 (744 bzw. 703 pg C  $ml^{-1}$ ),
- die Größenklassen +15 bis +17 (415, 129 und 842 pg C  $ml^{-1}$ ),
- die Größenklassen +24 (105 pg C  $ml^{-1}$ ) und größer,
- die Größenklassen -6 (14161 pg C  $ml^{-1}$ ) und
- die Größenklassen +20 bis +22 (12143, 12350 und 34565 pg C  $ml^{-1}$ ).

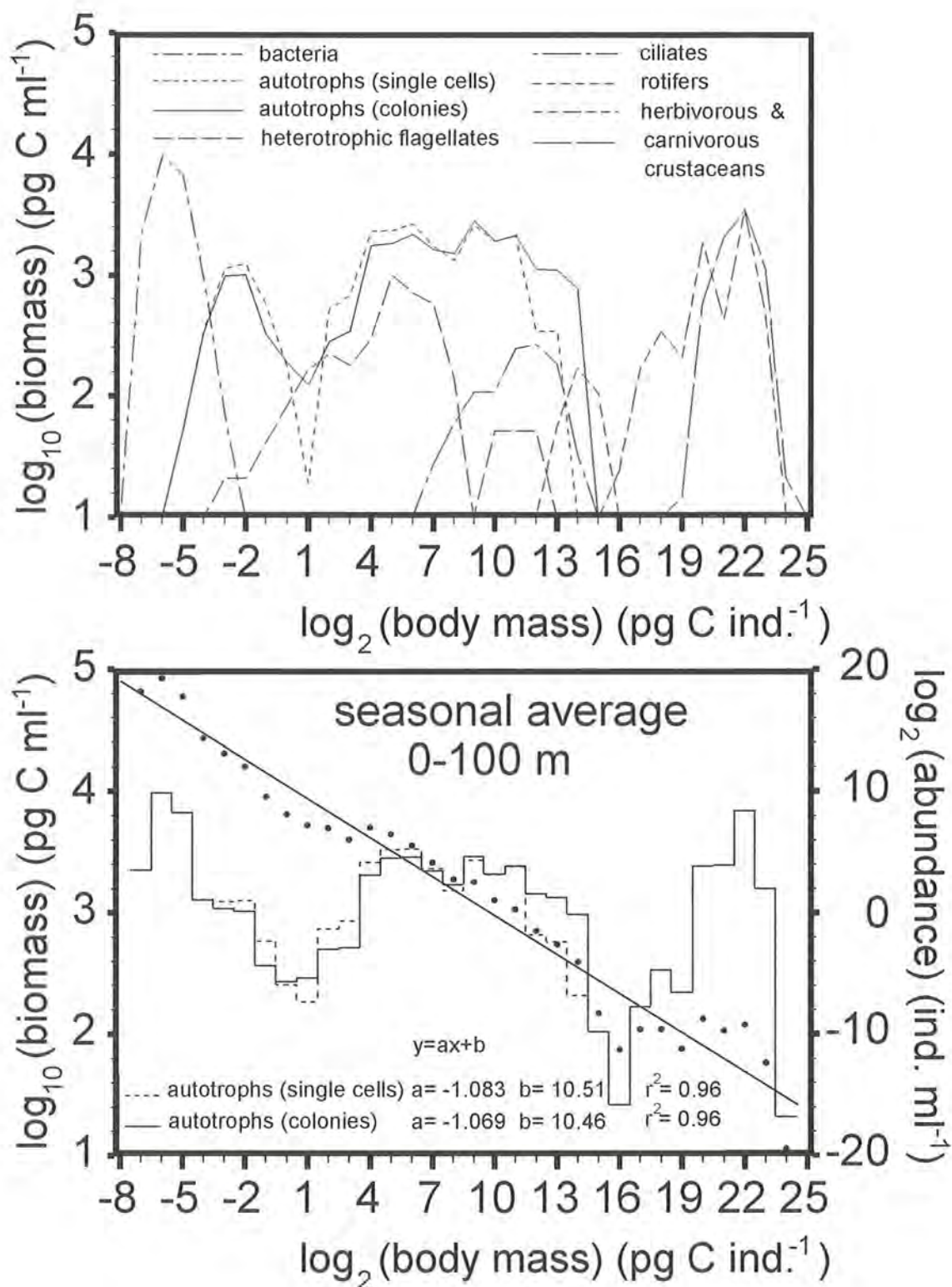
Die pelagischen Organismen des Königssees bilden in Bezug auf ihre Körpergröße (kohlenstoffbezogenes Individualgewicht) ein Kontinuum, das sich über den ganzen (von Bakterien bis Crustaceen reichenden) Untersuchungsbereich erstreckt.

### 3.8.5.2 Steigung der Biomasse-Größenspektren

Wenn alle untersuchten Größenklassen (eines im dualen Logarithmus skalierten Biomasse-Größenspektrums) dieselben Biomassekonzentrationen aufweisen, hat eine lineare Regression der Biomassekonzentration pro Größenklasse eine Steigung von 0 (Spektrums vom Sheldon-Typ) bzw. -1 (normalisierte Biomasse-Größenspektren). Negativere Steigungen zeigen ein Überwiegen kleiner Organismen, positivere Steigungen ein Überwiegen größerer Organismen an.

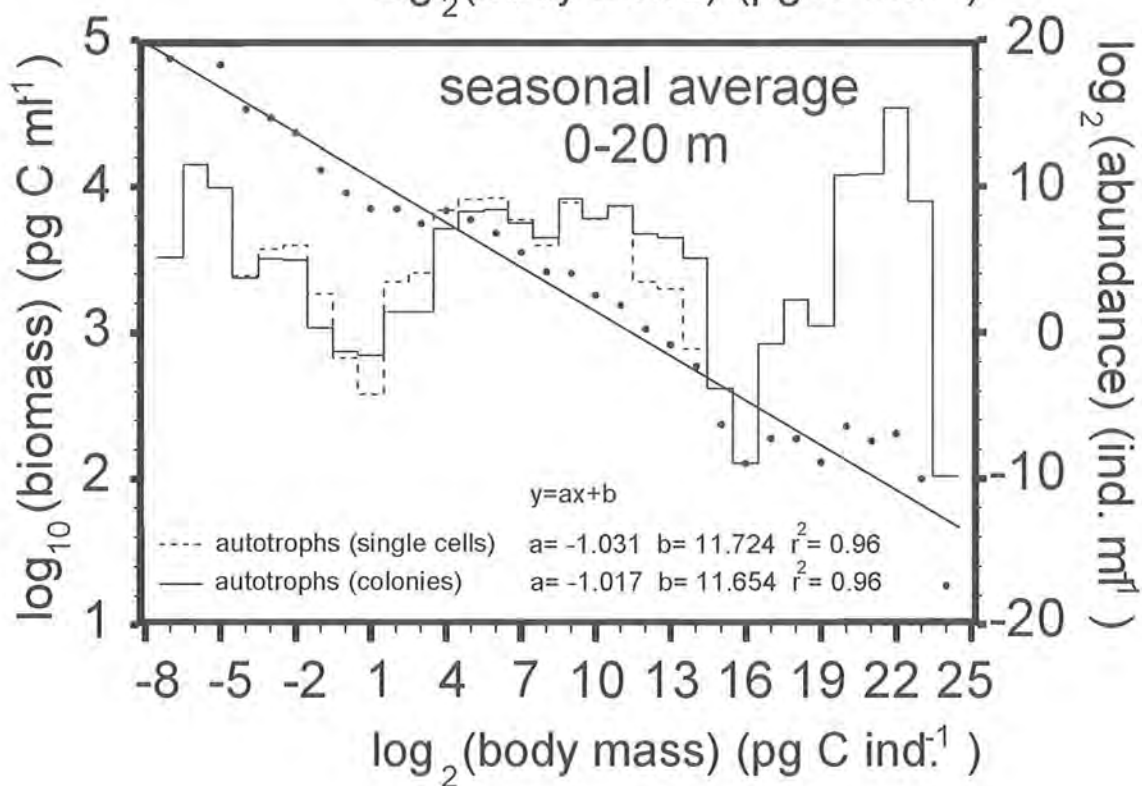
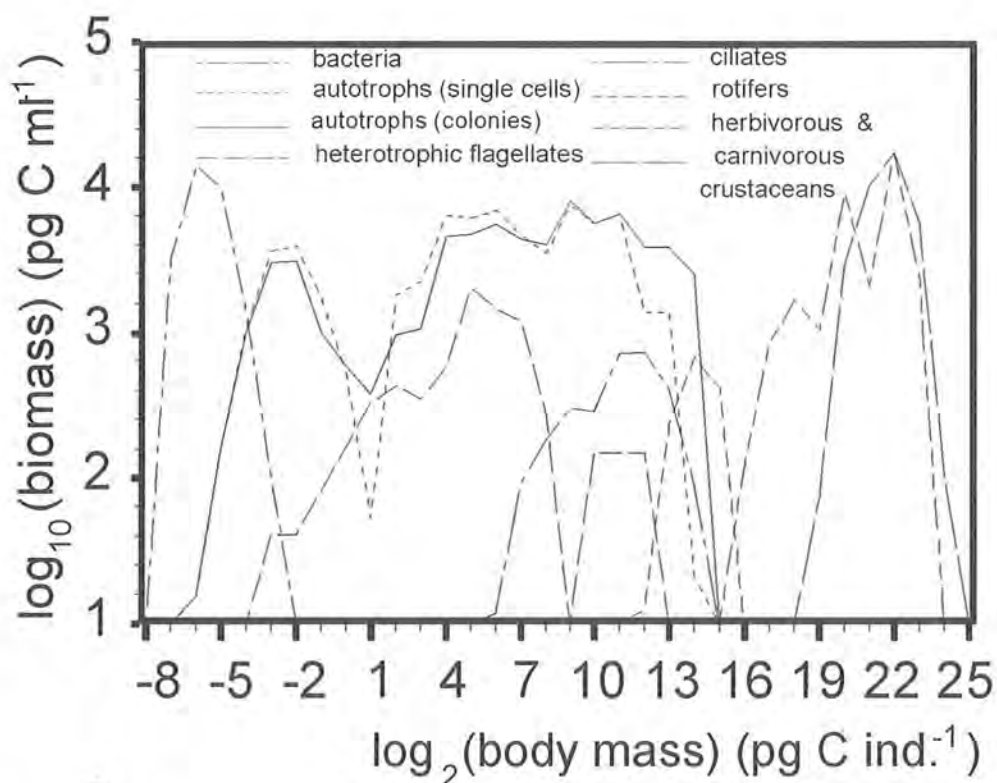
Die Steigungen der normalisierten Biomasse-Größenspektren der obersten 20 m des Königssees (koloniebildende als eine Einheit oder Einzelzellen) waren nicht signifikant von -1 verschieden (vgl. Tab. 45). Für die gesamte Wassersäule war dies bei der Behandlung der koloniebildenden Organismen als eine Einheit ebensowenig der Fall. Eine Behandlung der koloniebildenden Organismen als Einzelzellen, also eine Verlagerung von Biomasse zu kleineren Organismen, führte für die gesamte Wassersäule zu einer auf dem 5-%-Niveau (nicht mehr auf dem 1-%-Niveau) signifikant steileren Steigung. Dies bedeutet eine geringfügige Abnahme der Biomasse mit der Größe der Organismen (6 % pro Größenklasse) und deutet auf eine eher geringe Transfereffizienz hin.

Die Biomasse-Größenspektren der obersten 20 m und der gesamten Wassersäule unterschieden sich nur geringfügig voneinander (vgl. Tab. 45, Abb. 57 und 58): Die durchschnittliche Biomassekonzentration war erwartungsgemäß für die meisten Organismengruppen (außer Bakterien) in 0–20 m deutlich höher als in 0–100 m. Dies bewirkte, bei kaum veränderten Steigungen, höhere Achsenabschnitte der Regression der normalisierten Biomasse-Größenspektren 0–20 m gegenüber 0–100 m. Die Steigung der Regression der normalisierten Biomasse-Größenspektren der gesamten Wassersäule (0–100 m) wies tendenziell (Unterschied im t-Test auf 5-%-Niveau nicht signifikant) negativere Werte als die der obersten 20 m auf. Dieser Unterschied wurde zum einen durch den



**Abb. 57:** Biomasse-Größenspektren der gesamten Wassersäule: Spektrum vom Sheldon-Typ für einzelne Organismengruppen (oben) sowie kumuliertes Spektrum vom Sheldon-Typ und normalisiertes Spektrum (Punkte) mit linearer Regression (unten). Kolonien autotropher Organismen wurden einmal als eine Einheit (durchgezogene Linie) und einmal als Einzelzellen (gestrichelte Linie) behandelt. In die Regression wurden hier die Größenklassen -7 und 24 einbezogen (vgl. Text).





**Abb. 58:** Biomasse-Größenspektren der obersten 20 m der Wassersäule: Spektrum vom Sheldon-Typ für einzelne Organismengruppen (oben) sowie kumuliertes Spektrum vom Sheldon-Typ und normalisiertes Spektrum (Punkte) mit linearer Regression (unten). Kolonien autotropher Organismen wurden einmal als eine Einheit (durchgezogene Linie) und einmal als Einzelzellen (gestrichelte Linie) behandelt. In die Regression wurden hier die Größenklassen -7 und 24 einbezogen (vgl. Text).

etwas höheren relativen Anteil der Bakterien in der gesamten Wassersäule und zum anderen durch die Verrechnung der Crustaceen-Biomasse auf einmal 20 m und einmal 100 m Wassersäule bedingt. Weiterhin brachte die Behandlung der koloniebildenden Organismen als Einzelzellen (im Ggs. zur Behandlung als eine Einheit) einen Trend zu negativerer Steigung der Regression des normalisierten Biomasse-Größenspektrums. Die Unterschiede waren allerdings im t-Test auf 5%-Niveau nicht signifikant. Auch hier blieb der (ebenfalls nicht signifikante) Unterschied zwischen der Steigung für 0–100 m und derjenigen für 0–20 m erhalten.

Die Regressionskoeffizienten von  $r^2=0.96$  im Jahresdurchschnitt und  $r^2=0.95-0.97$  für die einzelnen Entwicklungsphasen zeigten, daß die lineare Regression die normalisierten Biomasse-Größenspektren gut repräsentierten.

### 3.8.5.3 Reduzierte Biomasse-Größenspektren

Um die Biomasse-Größenspektren des Königssees mit den Spektren anderer Seen vergleichen zu können (vgl. Tab. 71, Abschn. 4.3.2), deren Meßbereich das Piko- und Nanoplankton häufig nicht berücksichtigt, wurden sogenannte reduzierte Biomasse-Größenspektren des Königssees berechnet (vgl. Tab. 46). Diese umfassen

die Größenklassen 1 bis 24 (entsprechend Individualgewichten von  $2 \text{ pg C Ind.}^{-1}$  bis  $16 \text{ } \mu\text{g C Ind.}^{-1}$ ). Aus der Berechnung ausgeschlossen sind damit fast alle prokaryotischen Organismen (Bakterien und APP vom **Synechococcus**-Typ). Die verbleibenden Cyanophyceen (**Lyngbya spec.**, **Aphanocapsa spec.** und **Aphanothece spec.**) gehen in die Berechnung ein, soweit Kolonien als eine Einheit aufgefaßt werden. Diese Arten stellen etwa 20 % der Cyanophyceen, die zusammen (mit **Synechococcus**) 17 % des Gesamtphytoplanktons bilden (vgl. Abschn. 3.2.1). Vom eukaryotischen Phytoplankton entfällt die kleinere **Scenedesmus spec.** ( $1 \text{ pg C Ind.}^{-1}$ ), deren Biomasse aber mit maximal  $1 \text{ mg C m}^{-2}$  (durchschnittlich  $0.3 \text{ mg C m}^{-2}$ ) gering ist. Außerdem geht ein Drittel der kleinsten HNF-Gruppe, etwa 6 % der Gesamt-HNF-Biomasse (ohne **Gymnodinium helveticum**), nicht in die Berechnung ein.

Die Steigungen der Regressionen der reduzierten Biomasse-Größenspektren unterscheiden sich nur unwesentlich von denen der 32 Größenklassen umfassenden Biomasse-Größenspektren. Aufgrund der höheren Standardfehler dieser nurmehr aus 24 Punkten bestehenden Spektren war nun keine der Steigungen auf 5%-Niveau mehr von -1 zu unterscheiden. Der Regressionskoeffizient betrug in diesem Fall  $r^2=0.92$  bis  $r^2=0.93$ . In Tabelle 47 sind die Parameter der Regres-

**Tab. 47: Parameter linearer Regressionen ( $y=ax+b$ ) der normalisierten Biomasse-Größenspektren der einzelnen Untersuchungstermine für die obersten 20 m: Koloniebildende Organismen sind als eine Einheit behandelt. Berücksichtigt sind zum einen die Größenklassen -7 bis +24 („vollständiges Spektrum“) und zum anderen die Größenklassen +1 bis +24 („reduziertes Spektrum“).**

Datum $y=ax+b$	$a \pm SE$	$b \pm SE$	$r^2$	$a \pm SE$	$b \pm SE$	$r^2$
		(0–20 m) GK -7 bis +24		(0–20 m) GK +1 bis +24		
9.4.92	-1.116±0.050	11.48±0.63	0.94	-1.167±0.086	12.30±1.23	0.89
8.5.92	-1.060±0.055	11.89±0.70	0.92	-1.116±0.097	12.78±1.38	0.86
14.5.92	-1.081±0.056	11.82±0.70	0.93	-1.145±0.097	12.84±1.39	0.86
21.5.92	-1.115±0.057	11.66±0.71	0.93	-1.176±0.098	12.63±1.40	0.87
28.5.92	-1.117±0.059	11.78±0.74	0.92	-1.177±0.102	12.74±1.46	0.86
2.6.92	-1.046±0.056	11.39±0.79	0.92	-1.078±0.098	11.92±1.39	0.85
5.6.92	-1.063±0.053	11.57±0.66	0.93	-1.101±0.093	12.18±1.32	0.87
9.6.92	-1.081±0.055	11.70±0.69	0.93	-1.139±0.096	12.64±1.37	0.87
12.6.92	-1.083±0.057	11.67±0.71	0.92	-1.139±0.099	12.58±1.41	0.86
15.6.92	-1.041±0.058	11.45±0.72	0.92	-1.087±0.100	12.20±1.43	0.84
19.6.92	-1.013±0.044	11.40±0.56	0.95	-1.018±0.076	11.53±1.09	0.89
23.6.92	-1.030±0.042	12.06±0.53	0.95	-1.021±0.073	11.95±1.04	0.90
26.6.92	-1.080±0.055	11.96±0.70	0.93	-1.122±0.097	12.64±1.38	0.86
3.7.92	-1.066±0.055	11.84±0.69	0.93	-1.103±0.097	12.43±1.39	0.85
11.7.92	-1.066±0.054	11.48±0.67	0.93	-1.100±0.093	12.04±1.34	0.86
17.7.92	-1.080±0.051	11.54±0.64	0.94	-1.111±0.088	12.05±1.26	0.88
24.7.92	-1.034±0.033	11.48±0.41	0.97	-1.033±0.055	11.50±0.79	0.94
31.7.92	-1.080±0.049	11.66±0.62	0.94	-1.082±0.086	11.71±1.23	0.88
7.8.92	-1.037±0.055	10.89±0.69	0.92	-0.986±0.095	10.15±1.36	0.83
15.8.92	-1.033±0.052	11.12±0.66	0.93	-1.010±0.090	10.82±1.29	0.85
25.8.92	-1.023±0.052	11.07±0.66	0.93	-1.003±0.089	10.83±1.27	0.85
2.9.92	-1.023±0.054	11.27±0.68	0.92	-1.007±0.093	11.10±1.33	0.84
9.9.92	-1.025±0.053	11.14±0.66	0.93	-1.041±0.089	11.46±1.28	0.86
16.9.92	-1.044±0.051	11.19±0.64	0.93	-1.068±0.085	11.63±1.22	0.88
22.9.92	-0.972±0.035	11.12±0.44	0.96	-0.943±0.053	10.75±0.76	0.94
30.9.92	-1.059±0.051	11.75±0.64	0.94	-1.084±0.088	12.19±1.25	0.87
11.10.92	-1.044±0.052	11.80±0.66	0.93	-1.047±0.090	11.90±1.29	0.86
14.10.92	-0.991±0.033	11.76±0.42	0.97	-0.968±0.053	11.46±0.75	0.94
23.10.92	-1.067±0.050	11.91±0.62	0.94	-1.076±0.086	12.11±1.23	0.88
31.10.92	-1.073±0.050	12.16±0.63	0.94	-1.088±0.087	12.44±1.24	0.88
9.11.92	-1.082±0.047	11.85±0.59	0.95	-1.098±0.082	12.12±1.18	0.89
16.12.92	-1.097±0.049	11.76±0.62	0.94	-1.110±0.086	12.00±1.22	0.88



Tab. 48: Parameter linearer Regressionen der normalisierten Biomasse-Größenspektren funktioneller Gruppen: Gegenübergestellt werden autotrophe Organismen (incl. und excl. APP) und herbivore Organismen (Ciliaten, Rotatorien und Crustaceen, letztere einschließlich Nauplien von Cyclops). Die Spektren wurden für die obersten 20 m, für den gesamten Untersuchungszeitraum (Mittelwert der Vegetationsperiode) sowie einzelne Entwicklungsphasen berechnet. Koloniebildende Organismen wurden einmal als Einzelzellen und einmal als eine Einheit behandelt, unter den herbivoren Organismen kamen keine koloniebildenden vor. [ $y=ax+b$ ; SE=Standardfehler;  $r^2$ =Regressionskoeffizient]; (\*) sig. und (\*\*) hochsig. Unterschied zu -1; (+) sig. und (++) hochsig. Unterschied zum Mittelwert der Vegetationsperiode des Gesamtspektrums].

Zeitraum	Kolonien als Einzelzellen			Kolonien als Kolonien		
	a±SE	b±SE	r <sup>2</sup>	a±SE	b±SE	r <sup>2</sup>
Autotrophe (0–20 m) Vegetationsperiode incl. APP	-0.791±0.104 (*)	9.23±0.75	0.74	-0.677±0.070(**)(++)	9.22±0.51	0.82
Phase I	-0.827±0.107	9.49±0.77	0.75	-0.685±0.071(**)(++)	9.50±0.52	0.82
Phase II	-0.799±0.105 (*)	9.58±0.76	0.74	-0.661±0.071(**)(++)	9.39±0.51	0.81
Phase III	-0.661±0.085(**)(++)	8.68±0.58	0.76	-0.688±0.072(**)(++)	8.68±0.52	0.82
Phase IV	-0.706±0.100(**)(++)	8.54±0.73	0.71	-0.681±0.082(**)(++)	8.73±0.59	0.78
Phase V	-0.822±0.109	8.89±0.79	0.74	-0.770±0.081(**)(++)	9.20±0.59	0.82
Autotrophe (0–20 m) Vegetationsperiode excl. APP	-1.062±0.182	11.39±1.55	0.74	-0.823±0.070(*)	10.29±0.59	0.92
Phase I	-1.127±0.179	11.88±1.52	0.77	-0.868±0.071	10.92±0.61	0.93
Phase II	-1.157±0.171	12.52±1.46	0.79	-0.776±0.081(*)	10.20±0.69	0.88
Phase III	-0.758±0.130	9.21±1.03	0.76	-0.837±0.077(*)	9.77±0.66	0.91
Phase IV	-0.836±0.188	9.45±1.60	0.62	-0.890±0.121	10.35±1.03	0.82
Phase V	-0.932±0.210	9.60±1.78	0.62	-0.956±0.111	10.62±0.95	0.86
Herbivore (0–20 m) Vegetationsperiode				-0.627±0.064(**)(++)	3.89±0.98	0.86
Phase I				-0.702±0.118(*)	3.88±1.82	0.69
Phase II				-0.688±0.092(**)(++)	4.38±1.42	0.78
Phase III				-0.638±0.083(**)(++)	4.27±1.28	0.79
Phase IV				-0.625±0.057(**)(++)	4.25±0.88	0.88
Phase V				-0.713±0.065(**)(++)	4.56±0.99	0.88

sion der vollständigen und der reduzierten Biomasse-Größenspektren der obersten 20 m für die einzelnen Probenreihen zusammengestellt.

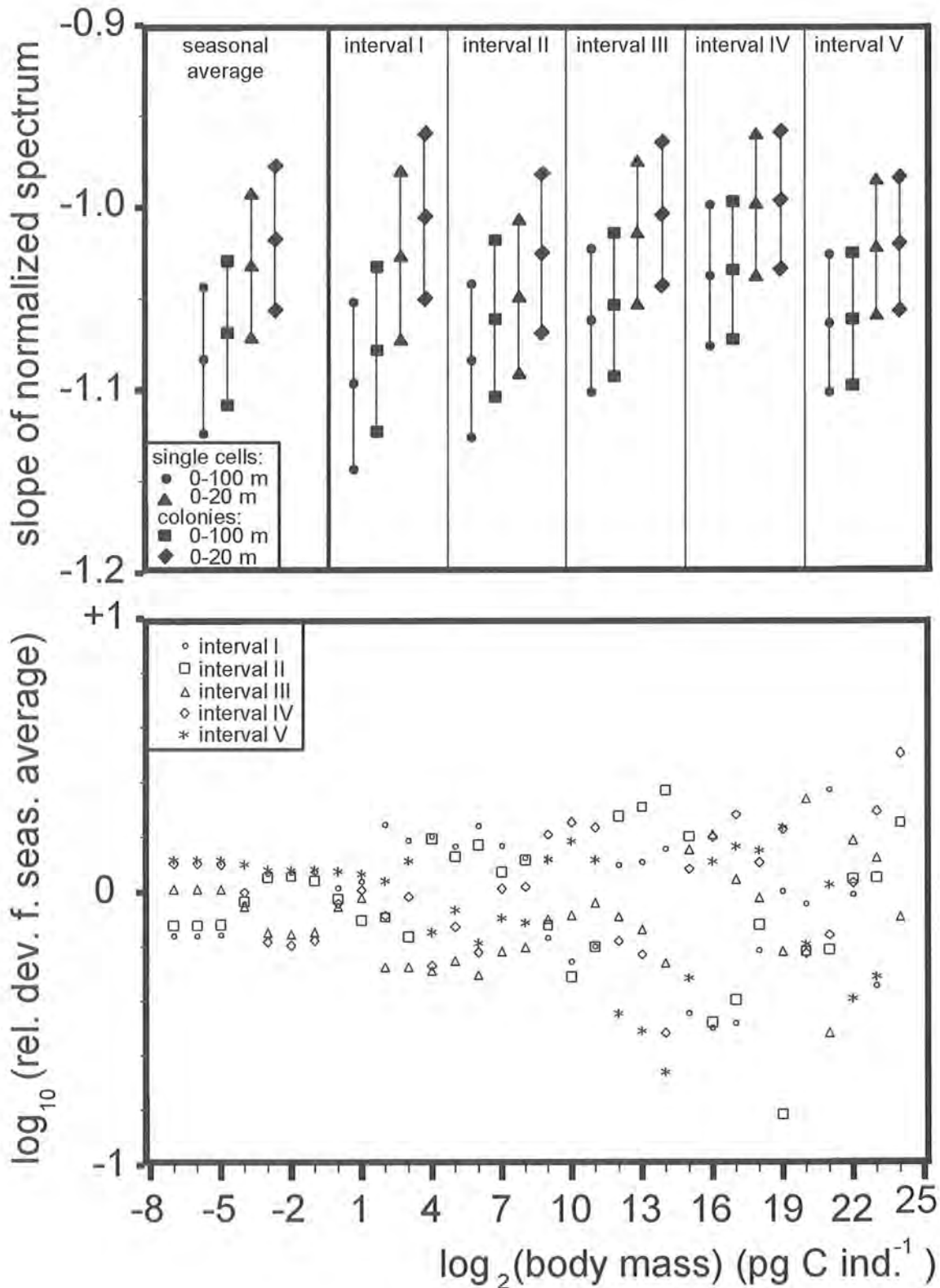
#### 3.8.5.4 Biomasse-Größenspektren funktioneller Gruppen

Wird das Biomasse-Größenspektrum der Gesamtgesellschaft in die Biomasse-Größenspektren einzelner systematischer oder funktioneller Gruppen zerlegt, dann zeigen die meisten Gruppen eine relativ gleichmäßige Biomasseverteilung um den jeweiligen mittleren Größenbereich (vgl. Abb. 57 und 58). Dies gilt besonders für die Bakterien und das APP, deren Größenverteilung vom Bodensee übernommen wurde (vgl. Abschn. 2.7.2, 2.7.3 und 2.8.1). Aber auch solche Gruppen, deren Größenverteilung durch umfangreiche Vermessungen direkt am Königssee erhoben wurde: Ciliaten, Rotatorien, potentiell carnivore Crustaceen und (mit Einschränkungen) das eukaryotische Phytoplankton. Die zu einer rechtsschiefen Verteilung führende Akkumulation von HNF-Biomasse im Bereich der Größenklasse 5 wird bei Hinzunahme der großen obligat heterotrophen Mikroflagellaten (*Gymnodinium helveticum*) weitgehend ausgeglichen. Die bei der Biomasseberechnung dieser Gruppe gemachten Annahmen rechtfertigen allerdings keine Überinterpretation dieser Ergebnisse. Einzig die herbivoren Crustaceen zeigen einen eindeutigen Anstieg der Bio-

massekonzentration mit der Körpergröße der Organismen. Dieses Ergebnis tritt noch deutlicher hervor, wenn die Gesamtheit aller herbivoren Organismen (Ciliaten, Rotatorien und Crustaceen, wobei die Copepodit- und Adultstadien der omnivoren Art *Cyclops abyssorum* als carnivor aufgefaßt werden) betrachtet wird.

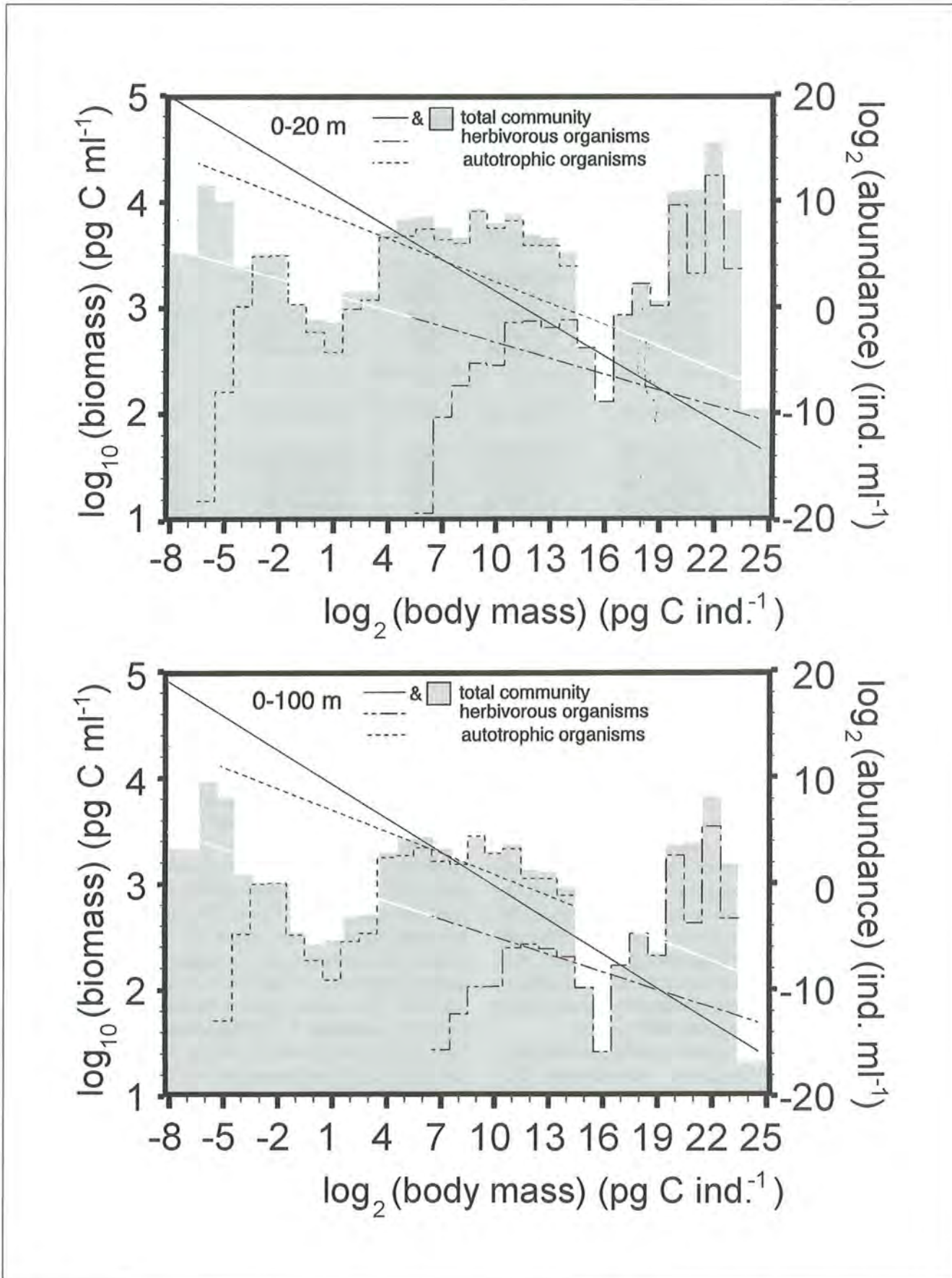
Die Steigungen der normalisierten Biomasse-Größenspektren herbivorer Organismen (0–20 m und 0–100 m) waren im Durchschnitt der Vegetationsperiode (April bis Dezember) hochsignifikant (1%-Niveau im T-test) von der Steigung des Gesamtspektrums und von einer Steigung von -1 verschieden (vgl. Tab. 48 und 49 sowie Abb. 60). Die Gruppe wurde von großen Organismen dominiert.

Für die Gruppe der autotrophen Organismen ergab sich ein komplizierteres Bild: Werden die prokaryotischen Vertreter des autotrophen Planktons, das APP, in die Berechnung eingeschlossen und Kolonien als eine Einheit behandelt (was einer „top-down“-Perspektive entspricht), dann waren die Steigungen der normalisierten Biomasse-Größenspektren der autotrophen Organismen ebenfalls hochsignifikant positiver („flacher“) als die des Gesamtspektrums und als -1. Wird die Biomasse der Algenkolonien den der Größe der Einzelzellen entsprechenden Größenklassen zugeordnet (was eher einer „bottom-up“-Perspektive entspricht), dann war die Steigung der Biomasse-Größenspektren zwar noch signifikant (5%-Niveau im T-Test) positiver als die des Gesamtspektrums, es war aber kein gesicherter Unter-



**Abb. 59:** Jahreszeitliche Variabilität der Steigung (einer linearen Regression) des normalisierten Biomasse-Größenspektrums für die obersten 20 m und die gesamte Wassersäule: Koloniebildende Organismen werden einmal als eine Einheit und einmal als Einzelzellen behandelt (oben). Größenabhängigkeit der Variabilität der Biomasse pro Größenklasse: Aufgetragen ist der dekadische Logarithmus der relativen Abweichung der durchschnittlichen Biomasse der fünf Entwicklungsphasen vom Gesamtdurchschnitt für die oberen 20 m. Koloniebildende Plankter sind hier als eine Einheit behandelt (unten).





**Abb. 60:** Biomasse-Größenspektren verschiedener Plankton-Kompartimente für die oberen 20 m (oben) und die gesamte Wassersäule (unten): Kumulierte Auftragung vom Sheldon-Typ und normalisierte Spektren a) der gesamten Planktongesellschaft (graue Fläche und durchgezogene Linie), b) der autotrophen Organismen (incl. APP, Kolonien als eine Einheit) (gestrichelte Linien) und c) der herbivoren Organismen (Ciliaten, Rotatorien und Crustaceen, letztere ohne die Copepodit- und Adultstadien von *Cyclops abyssorum*) (gestrichpunktete Linien). Die Steigungen der normalisierten Biomassespektren der Subgruppen „Herbivore“ und „Autotrophe“ sind, im Gegensatz zur Steigung der Gesamtgesellschaft, signifikant flacher als -1.

Tab. 49: Parameter linearer Regressionen der normalisierten Biomasse-Größenspektren funktioneller Gruppen: Gegenübergestellt werden autotrophe Organismen (incl. und excl. APP) und herbivore Organismen (Ciliaten, Rotatorien und Crustaceen, letztere einschließlich Nauplien von Cyclops). Die Spektren wurden für die gesamte Wassersäule, für den gesamten Untersuchungszeitraum (Mittelwert der Vegetationsperiode) sowie einzelne Entwicklungsphasen berechnet. Koloniebildende Organismen wurden einmal als Einzelzellen und einmal als eine Einheit behandelt, unter den herbivoren Organismen kamen keine koloniebildenden vor. [ $y=ax+b$ ; SE=Standardfehler;  $r^2$ =Regressionskoeffizient; (\*) sig. und (\*\*) hochsig. Unterschied zu -1; (+) sig. und (++) hochsig. Unterschied zum Mittelwert der Vegetationsperiode des Gesamtspektrums].

Zeitraum	Kolonien als Einzelzellen			Kolonien als Kolonien		
	a±SE	b±SE	r <sup>2</sup>	a±SE	b±SE	r <sup>2</sup>
Autotrophe (0–100 m) Vegetationsperiode incl. APP	-0.797±0.106 (*)	7.62±0.77	0.74	-0.677±0.072(**)(++)	7.62±0.52	0.82
Phase I	-0.853±0.111	8.08±0.80	0.75	-0.697±0.072(**)(++)	8.15±0.52	0.82
Phase II	-0.807±0.106 (*)	8.01±0.77	0.74	-0.666±0.073(**)(++)	7.86±0.53	0.81
Phase III	-0.658±0.087(**)(++)	7.05±0.59	0.75	-0.685±0.074(**)(++)	7.06±0.53	0.81
Phase IV	-0.695±0.103(**)(++)	6.71±0.75	0.69	-0.665±0.084(**)(++)	6.87±0.61	0.75
Phase V	-0.815±0.112 (*)	7.09±0.81	0.72	-0.757±0.083(**)(++)	7.40±0.60	0.81
Autotrophe (0–100 m) Vegetationsperiode excl. APP	-1.090±0.187	9.97±1.60	0.74	-0.836±0.078(*) (+)	8.81±0.67	0.91
Phase I	-1.167±0.193	10.60±1.64	0.75	-0.872±0.074 (*) (+)	9.49±0.63	0.92
Phase II	-1.179±0.173	11.07±1.47	0.80	-0.803±0.089(*) (++)	8.86±0.76	0.87
Phase III	-0.786±0.135 (*)	7.83±1.07	0.76	-0.870±0.083 (*) (+)	8.47±0.71	0.90
Phase IV	-0.863±0.199	7.97±1.69	0.61	-0.890±0.131	8.66±1.11	0.79
Phase V	-0.946±0.222	7.99±1.89	0.60	-0.951±0.118	8.88±1.01	0.84
Herbivore (0–100 m) Vegetationsperiode				-0.686±0.070(**)(++)	2.82±1.08	0.86
Phase I				-0.781±0.122 (*)	3.24±1.88	0.72
Phase II				-0.761±0.097(*) (++)	3.55±1.50	0.79
Phase III				-0.692±0.087(*) (++)	3.07±1.34	0.80
Phase IV				-0.670±0.062(**)(++)	2.89±0.95	0.88
Phase V				-0.772±0.069(**)(++)	3.50±1.06	0.89

schied von einer Steigung von -1 mehr nachweisbar. Werden die prokaryotischen APP-Zellen (**Synechococcus**) aus der Berechnung herausgenommen, dann waren die Steigungen der, nurmehr die mit der Utermöhl-Methode gezählten Phytoplankter umfassenden, normalisierten Biomasse-Größenspektren der autotrophen Organismen signifikant (nicht mehr hochsignifikant) von der Steigung des Gesamtspektrums unterschieden. Dies gilt, soweit Kolonien als eine Einheit behandelt wurden. Kein Unterschied zur Steigung des Gesamtspektrums oder zu einer Steigung von -1 konnte festgestellt werden, wenn die Kolonien als Einzelzellen behandelt wurden. Während für die gesamte Planktongesellschaft ein (nicht signifikanter) Trend zu Steigungen normalisierter Biomasse-Größenspektren kleiner -1 bestand, die Gesellschaft also eher von kleinen Organismen dominiert wurde, wurde die Subgruppe der herbivoren Organismen deutlich und die Gruppe der autotrophen Organismen unter bestimmten Voraussetzungen durch ihre jeweils größeren Vertreter dominiert. Diese Aussagen betreffen die Biomasseverteilung und sagen noch nichts über die metabolischen Aktivitäten der einzelnen Gruppen aus.

#### 3.8.5.5 Saisonale Änderungen der Steigungen der Biomasse-Größenspektren

Die jahreszeitlichen Änderungen der Steigung des gesamten Biomasse-Größenspektrums waren insgesamt

sehr gering (vgl. Abb. 59 und Tab. 45–46). Keine der Steigungen einzelner Phasen wich signifikant vom Mittelwert der Vegetationsperiode ab, so daß hier nur Tendenzen beschrieben werden können.

Generell lagen die höchsten („positivsten“) Steigungswerte (entsprechend dem größten Anteil großer oder dem geringsten Anteil kleiner Organismen) in der auf die Hauptstratifikationszeit folgenden Phase IV (abnehmende Stratifikation) vor. In dieser Zeit erreichten die großen Daphnien ihr Maximum und das Phytoplankton war von den beiden großen **Cyclotella**-Arten (besonders **C. bodanica** in Größenklasse 10) geprägt. Die niedrigsten („negativsten“) Werte der Steigungen (also der maximale Anteil kleiner bei minimalem Anteil großer Organismen) wurden in den obersten 20 m zur Zeit der sich aufbauenden Stratifikation (Phase II), in der gesamten Wassersäule aber bereits während Phase I, im ungeschichteten See, erreicht. In der 0–20-m-Zone war der Crustaceenanteil von Phase I auf Phase II leicht abgesunken (39.1 % zu 35.8 %), während der Bakterienanteil konstant blieb (11.4 % und 12.2 %). Für die gesamte Wassersäule kehrten sich die Verhältnisse um, hier war der Bakterienanteil bei nahezu unverändertem Crustaceenanteil (19.8 % auf 19.9 %) leicht rückläufig (30.7 % auf 28.7 %). Von Phase II (zunehmende Stratifikation) bis Phase IV (abnehmende Stratifikation) näherten sich die Steigungen dem Wert von -1 („Verflachung der Steigung“). Diese Entwicklung kehrte sich



anschließend wieder um und in Phase V (ungeschichteter See) lagen wiederum geringere („negativere“) Steigungen als in Phase IV vor. Die Unterschiede der Steigungen normalisierter Biomassenspektren waren jedoch weder für aufeinander folgende noch für zeitlich ge-

trennte Phasen signifikant. Wie schon bei den Jahresmittelwerten war nur die Steigung des Spektrums der gesamten Wassersäule mit als Einzelzellen behandelten koloniebildenden Organismen signifikant steiler als -1 (t-Test auf 5-%-Niveau, nicht mehr auf 1-%-Niveau).

**Tab. 50: Freßbarkeit der flächenbezogenen Gesamtbiomasse (0–20 m) eingeteilt nach Maximalabmaßen der Organismen: Zeitgewichtete Mittelwerte der Zeitreihe von April bis Dezember (Vegetationsperiode) und einzelner Entwicklungsphasen. Biomasse ± Standardabweichung (mg C m<sup>-2</sup>), Variationskoeffizient (%) sowie Minimum und Maximum der Biomasse (mg C m<sup>-2</sup>). Anteil 1=prozentualer Anteil an der Gesamtbiomasse, Anteil 2=prozentualer Anteil an der freßbaren (Zellabmaße <50 µm) Biomasse, jeweils wiederum zeitgewichtete Mittelwerte. Unterschiede der Mittelwerte aufeinanderfolgender Phasen im Wilcoxon-Test: (\*)=p<0.05=signifikanter und (\*\*)=p<0.01= hochsignifikanter Unterschied.**

Gruppe	Biomasse (mg C m <sup>-2</sup> )	Vk (%)	Min.-Max. (mg C m <sup>-2</sup> )	Anteil 1 (%)	Anteil 2 (%)
<2.5 µm : gesamt	750.3±162.4	21.6	501.2–1124.0	22.2± 6.6	44.7±5.8
Phase I	602.6± 16.7	2.8	570.4– 612.6	17.2± 5.7	39.4±3.7
Phase II	630.1±108.4*	17.2	501.2– 934.5	17.7± 2.8	42.1±3.3**
Phase III	710.6± 56.1	7.9	637.3– 793.2	20.1± 2.9	52.3±5.3**
Phase IV	839.1±127.9	15.2	670.3– 984.0	22.4± 1.1*	42.2±1.8
Phase V	958.7± 79.8	8.3	890.3–1124.0	31.6± 2.7	46.3±2.6
2.5–10 µm : gesamt	281.9±118.5	42.0	114.4– 629.7	8.2± 3.4	17.4±8.2
Phase I	329.4± 75.9	23.0	156.1– 424.8	8.9± 1.9	21.1±3.9**
Phase II	439.7± 75.8**	17.2	320.9– 629.7	12.3± 1.7**	29.3±2.3**
Phase III	178.9± 88.1	49.3	114.4– 375.9	5.5± 3.7	13.2±6.5
Phase IV	188.9± 47.8	25.3	132.0– 288.2	5.0± 0.7	9.4±1.0
Phase V	242.2± 17.2	7.1	208.2– 273.4	8.1± 1.1	11.8±1.3
10–20 µm : gesamt	207.8± 67.1	32.3	77.9– 348.7	6.0± 1.8	12.2±2.8
Phase I	258.0± 53.2	20.6	145.7– 294.8	6.9± 0.6**	16.5±2.1*
Phase II	181.9± 35.0**	19.2	125.6– 242.2	5.1± 1.0*	12.1±1.6**
Phase III	124.6± 30.0*	24.1	77.9– 170.8	3.6± 1.2*	9.0±1.6
Phase IV	232.1± 56.2	24.2	145.3– 304.3	6.1± 0.7*	11.5±1.4
Phase V	250.0± 46.0	18.4	216.6– 348.7	8.1± 0.4	11.9±0.7
20–30 µm : gesamt	340.7±200.4	58.8	83.6– 862.6	10.0± 6.0	19.0±8.3
Phase I	257.1± 37.9*	14.8	182.2– 282.1	7.1± 1.7**	16.6±1.5**
Phase II	139.3± 43.2	31.0	83.6– 263.2	3.8± 0.8	9.2±1.7
Phase III	233.5±135.6**	58.1	101.4– 449.0	6.3± 3.2**	16.4±8.0*
Phase IV	603.8± 83.4	13.8	540.0– 862.6	16.4± 2.3	30.6±2.8
Phase V	533.9±120.0	22.5	444.5– 778.0	17.3± 1.9	25.4±2.8
30–50 µm : gesamt	108.2± 24.8	22.9	53.9– 157.2	3.1± 0.9	6.7±2.3
Phase I	97.8± 23.3	23.8	53.9– 134.7	2.9± 1.6	6.4±2.1
Phase II	106.5± 21.5	20.2	72.3– 157.0	3.0± 0.7	7.3±1.9
Phase III	122.5± 24.6	20.1	85.5– 157.2	3.4± 0.7	9.1±2.5
Phase IV	122.6± 10.6	8.6	107.1– 135.3	3.3± 0.4	6.2±0.6
Phase V	97.5± 25.0	25.6	79.2– 140.0	3.1± 0.3	4.6±0.6
2.5–50 µm : gesamt	938.7±236.7	25.2	512.1–1586.2	27.3± 7.2	55.3±5.8
Phase I	942.3±142.9	15.2	654.4–1029.2	25.7± 4.0	60.6±3.7
Phase II	867.5±128.9*	14.9	664.9–1169.4	24.2± 2.6*	57.9±3.3**
Phase III	659.6±132.0**	20.0	512.1– 858.4	18.7± 4.7**	47.7±5.3**
Phase IV	1147.4±180.1	15.7	924.4–1586.2	30.8± 2.8	57.8±1.8
Phase V	1123.7±192.2	17.1	984.4–1540.1	36.6± 2.0	53.7±2.6
<50 µm : gesamt	1689.0±361.6	21.4	1176.1–2664.1	49.4±13.0	100
Phase I	1544.9±153.9	10.0	1224.8–1641.8	42.9± 9.6	100
Phase II	1497.6±218.9	14.6	1248.2–2103.9	41.9± 4.7	100
Phase III	1370.1±143.5**	10.5	1176.1–1607.2	38.9± 6.6	100
Phase IV	1986.5±296.4	14.9	1594.6–2570.3	53.2± 3.6	100
Phase V	2082.3±262.4	12.6	1902.2–2664.1	68.3± 3.3	100
>50 µm : gesamt	1844.2±732.3	39.7	754.0–3203.8	50.6±13.0	116.2±54.4
Phase I	2271.7±845.0	37.2	754.0–2901.5	57.1± 9.6	142.8±45.2
Phase II	2099.3±409.7	19.5	1486.3–2741.0	58.1± 4.7	141.5±27.6
Phase III	2233.7±576.3	25.8	1296.6–3203.8	61.1± 6.6*	163.9±40.8*
Phase IV	1766.6±373.8	21.2	1186.7–2222.9	46.8± 3.6*	88.7±12.6*
Phase V	990.1±277.2	28.0	812.2–1484.4	31.7± 3.3	46.8± 7.4

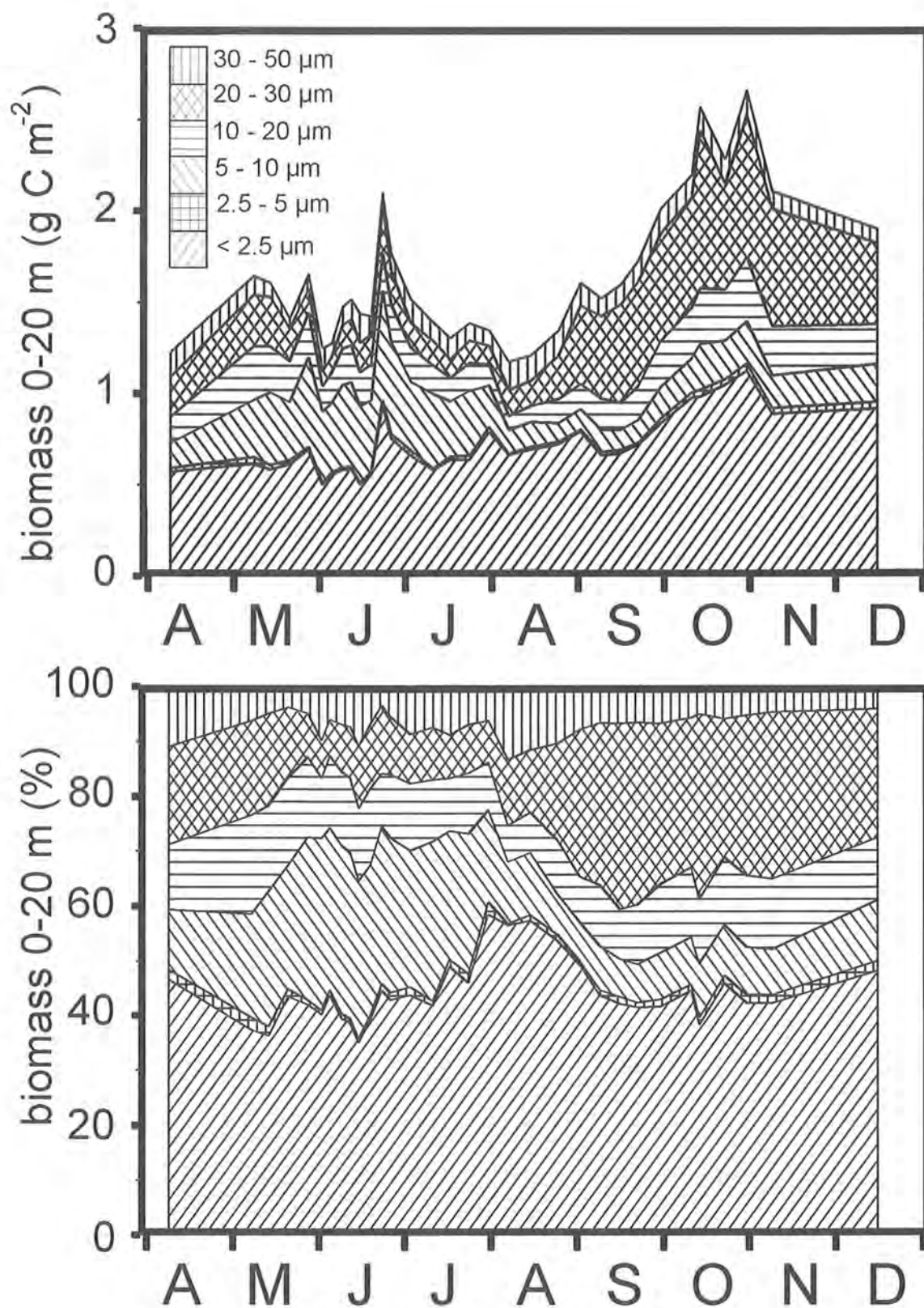


Abb. 61: Freßbarkeit, flächenbezogene Biomasse aller Organismen  $<50 \mu\text{m}$  (Maximalabmaße) der obersten 0-20 m: Absolute Biomasse (oben in  $\text{g C m}^{-2}$ ) und Anteile einzelner Größenklassen an der Biomasse der Organismen mit  $<50 \mu\text{m}$  (unten in %).



Dies war auch hier nur während Phase I der Fall. Im reduzierten Spektrum bestand dieser Unterschied nicht. Für die einzelnen Entwicklungsphasen variierte der Regressionskoeffizient des gesamten Spektrums zwischen 0.95 und 0.97 und der des reduzierten Spektrums zwischen 0.89 und 0.94.

Auch die funktionellen Gruppen „Herbivore“ und „Autotrophe“ zeigten im Jahresverlauf keine signifikante Dynamik, die Mittelwerte der Steigung während einzelner Phasen waren nicht signifikant voneinander oder vom jeweiligen Mittelwert der Vegetationsperiode unterschieden (vgl. Tab. 48–49).

Die Steigungen einzelner Phasen der autotrophen Organismen (einschließlich APP, koloniebildende als Kolonien) waren hochsignifikant flacher („positiver“) als -1. Dies traf auch für die Phasen III und IV (bei den als Einzelzellen behandelten autotrophen Koloniebildern) zu, während der Phasen I, II und V war kein signifikanter Unterschied von -1 nachweisbar. Hierin zeigte sich der in diesen Phasen erhöhte Anteil koloniebildender Phytoplankter (**Uroglena americana** und **Dinobryon ssp.** in Phase I und II sowie **Aphanotheca spec.** und **Aphanocapsa spec.** in Phase I und V), wird deren Biomasse zu kleineren Partikelgrößen hin verlagert, wird die Steigung steiler und nähert sich -1.

Die Steigung des Spektrums der herbivoren Organismen war für die oberen 20 m des Sees für Phase II bis V hochsignifikant, für Phase I signifikant flacher als -1. Für die gesamte Wassersäule war der Unterschied zu -1 für die Phasen III bis V hochsignifikant, für Phase II signifikant und die Steigung von Phase I war nicht von -1 unterschieden. Hierin zeigte sich der zu Beginn der Vegetationsperiode geringe Anteil von Cladoceren und adulten Copepoden.

#### 3.8.5.6 Größenabhängigkeit der Saisonale Variabilität der Biomassekonzentration pro Größenklasse

Die Variabilität der Biomasse pro Größenklasse stieg mit der Körpergröße und damit auch der Generationsdauer der Organismen. In Abbildung 59 (unten) ist diese Variabilität als Abweichung der Biomasse vom Mittelwert der Vegetationsperiode dargestellt.

#### 3.8.6 Entwicklung der Anteile freißbarer Partikel nach Phasen

In Abbildung 61 ist die Zusammensetzung der anhand ihrer Maximalabmaße in Freißbarkeitsklassen eingeteilten Gesamtbiomasse aller planktischen Organismen <50 µm dargestellt. In Tabelle 50 finden sich hierzu die Mittelwerte der Vegetationsperiode und einzelner Entwicklungsphasen.

Im Jahresdurchschnitt bestand das pelagische Plankton je zur Hälfte aus Organismen mit maximalen Zellabmaßen über bzw. unter 50 µm. Während in den Phasen I bis III große Partikel (>50 µm) überwogen, waren es in den Phasen IV und V zunehmend kleine Partikel (<50 µm). Die Unterschiede der Mittelwerte der Phasen I bis III waren nicht signifikant. Von knapp 40 % in Phase III stieg der Anteil freißbaren Planktons (Maximalabmaße

<50 µm) auf knapp 70 % bei Untersuchungsende an. Diese Änderungen waren signifikant. Die mittlere Konzentration dieser Gruppe lag im Jahresdurchschnitt bei  $84.5 \pm 18.1 \mu\text{g C l}^{-1}$  (58.8–133.2  $\mu\text{g C l}^{-1}$ ). In der zeitlichen Abfolge waren nur die Mittelwerte der Biomasse der Phasen III und IV signifikant verschieden. Die signifikante Zunahme des prozentualen Anteils dieser Gruppe von Phase IV auf Phase V wurde durch die Abnahme des Gesamtplanktons in dieser Zeit verursacht.

Innerhalb des freißbaren Planktons (Anteil 2 in Tab. 46) hatten Bakterien und APP (Maximalabmaße <2.5 µm) mit knapp 45 % im Jahresdurchschnitt den größten Anteil. Ein während Phase III erreichter maximaler Anteil von knapp über 50 % war signifikant von der vorhergehenden und der nachfolgenden Phase unterschieden. Hierbei wurde die Erhöhung des prozentualen Anteils der Gruppe von Phase II auf Phase III durch eine signifikante Steigerung der Biomasse, der Rückgang von Phase III auf Phase IV aber durch eine Steigerung der Gesamtbiomasse des freißbaren Planktons, bei nicht-signifikantem Anstieg der Bakterien- und APP-Biomasse, verursacht.

Die Organismengruppe mit Durchmessern 2.5–10 µm erreichte ein ausgeprägtes Maximum in Phase II. Hier stellten sie – bei einem jahresdurchschnittlichen Anteil von weniger als einem Fünftel – knapp ein Drittel der freißbaren Biomasse. Der durchschnittliche Anteil der Gruppe am freißbaren Plankton in Phase II war signifikant höher als in allen anderen Phasen. Die absolute Biomasse dieser Gruppe war in Phase II signifikant höher als in allen anderen Phasen außer Phase I.

Eine ähnliche, wenn auch weitaus weniger prägnante, Entwicklung zeigte die Organismengruppe mit Maximaldurchmessern von 10–20 µm. Diese hatte Anteile von weniger als einem Fünftel. Bereits in Phase I wurde ein maximaler Anteil von 16.5 % des freißbaren Planktons erreicht. Bis Phase III war der Anteil der Gruppe signifikant rückläufig, wohingegen die zum Jahresende hin erfolgende Zunahme nicht mehr signifikant war. Dieser Trend – Abnahme von Phase I bis II und Wiederzunahme bis Phase V – findet sich auch bei der absoluten Biomasse dieser Gruppe. Hier ist die Phase minimaler Biomasse (Phase III) signifikant von allen anderen Phasen verschieden.

Im Herbst verlagerte sich die Zusammensetzung des freißbaren Planktons (<50 µm) zu größeren Zellabmaßen hin. Organismen mit Maximalabmaßen von 20–30 µm hatten von Phase I zu Phase II rückläufige Anteile, ab Phase III erfolgte eine Zunahme des Anteils dieser Gruppe, sie bildeten dann in Phase IV ein Drittel und in Phase V noch ein Viertel der freißbaren Biomasse, bei einem jahresdurchschnittlichen Anteil von weniger als einem Fünftel. Der Anteil in Phase IV war signifikant höher als in allen anderen Phasen außer Phase V; Phase V ist immer noch signifikant unterschieden von Phase I und II nicht aber von Phase III und IV. Auch die Biomasse dieser Gruppe erreichte maximale Werte in den Phasen IV und V. Diese unterschieden sich signifikant von allen anderen Phasen aber nicht voneinander.

Ausgeglichen war die Entwicklung der Organismen mit Maximaldurchmessern von 30–50 µm. Deren Anteil

stieg von Phase I auf Phase III und nahm anschließend wieder bis zum Ausgangswert ab, wobei der Anteil stets unter 10 % lag und keine der Mittelwerte aufeinanderfolgender Phasen signifikant verschieden waren. Die prozentualen Anteile der Phasen II und III waren signifikant höher als jene der Phase V. Die Änderung des prozentualen Anteils wurde durch die Änderung der Biomasse des freißbaren Planktons bewirkt. Die Mittelwerte der Biomasse dieser Gruppe waren nicht signifikant verschieden.

Die Biomasse des um Bakterien und APP (<2.5 µm) verringerten freißbaren Planktons (2.5–50 µm) nahm vom Untersuchungsbeginn an ab und erreichte ein Minimum während der Hauptstagnationsphase; Phase III war signifikant von Phase II und Phase IV verschieden. Bei abnehmender Stratifikation erfolgte eine schnelle Zunahme der Biomasse dieser Gruppe, die sich auch in Phase V noch als Trend fortsetzte.

## 4. Diskussion

Nachdem die Darstellung der Ergebnisse von den einzelnen Parametern ausgehend, zur integrierenden Ebene der Planktongesellschaft erfolgt ist, wird in der Diskussion nun der umgekehrte Weg eingeschlagen. Nach einer kurzen Diskussion der abiotischen Parameter wird die pelagische Biozönose des Königssees zunächst mit dem PEG-Modell verglichen, das sich besonders auf (das mit der Utermöhl-Methodik erfaßbare) Phytoplankton und Mesozooplankton konzentriert. Im Zusammenhang mit der Diskussion der Produktivität der Planktongruppen wird anschließend auf die Bedeutung der mikrobiellen Gruppen eingegangen. Im folgenden Abschnitt wird die Planktongesellschaft unter dem Aspekt der Biomasse-Größenspektren betrachtet. Abschließend werden noch einmal diejenigen Organismengruppen des Sees behandelt, für die ältere Untersuchungen zum Vergleich vorliegen.

### 4.1 Abiotische Parameter

#### 4.1.1 Temperatur, Wärmehalt und Stratifikation

Die abiotischen Bedingungen im Königssee werden wesentlich durch die topographischen und morphometrischen Gegebenheiten bestimmt. Die hohen Berge der unmittelbaren Umgebung schirmen den See gegen die meisten Windereignisse ab, so daß die eingestrahlte Wärmemenge nur in geringem Maße in die Tiefe eingearbeitet wird. Gleichzeitig reduziert die Horizontüberhöhung die Einstrahlung insgesamt, SIEBECK (1985) beschreibt für Mitte Juni eine im Vergleich zum Chiemsee um fünf Stunden geringere tägliche Sonnenscheindauer. Außerdem halten sich im fjordartigen Königsseetal die Morgennebel, besonders im Frühjahr und Herbst, oft bis gegen Mittag.

Auch im ungewöhnlich warmen Jahr 1992 war der Königssee mit einer Durchschnittstemperatur der oberen

20 m von 8.8°C (April-Dezember) ein kalter See. 1978–1980 wurden maximale Monatsmittel der Oberflächentemperatur von 16°C jeweils im August erreicht (alle Temperaturdaten 1978–1980 aus SIEBECK, 1985). Dieser Wert wurde 1992 bereits im Juli überschritten (Mittelwert 17.6°C) und auch im August lag die Temperatur deutlich höher als im Vergleichszeitraum (durchschnittlich 20.2°C; die Werte der Oberflächentemperatur sind unabhängig von der Problematik der Temperaturmessung aus Schöpfproben vs. Sondenmessungen, vgl. Abschn. 2.3.2).

In 5 m Tiefe wurden 1978–1980 maximale Monatsmittel von 11–12°C zwischen August und Oktober erreicht. 1992 lag auch hier die Temperatur mit 13.5°C und 13.1°C im August und September deutlich höher (direkte Sondenmessungen).

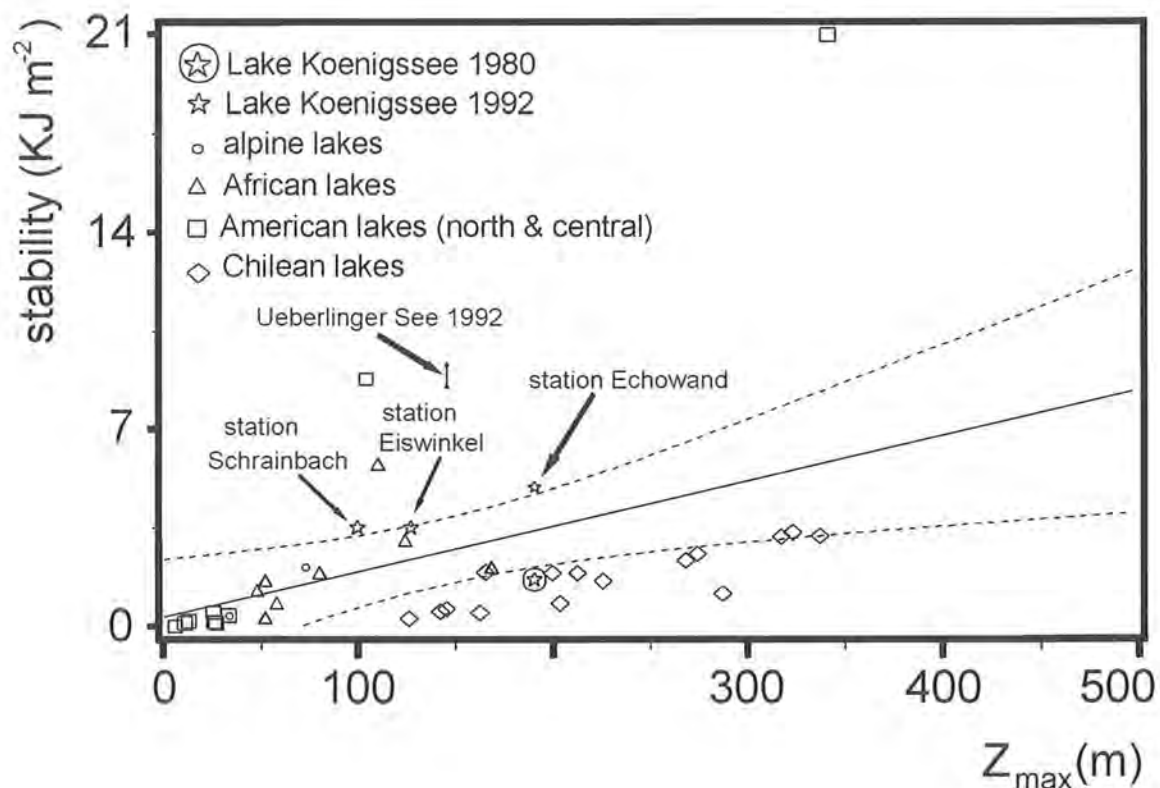
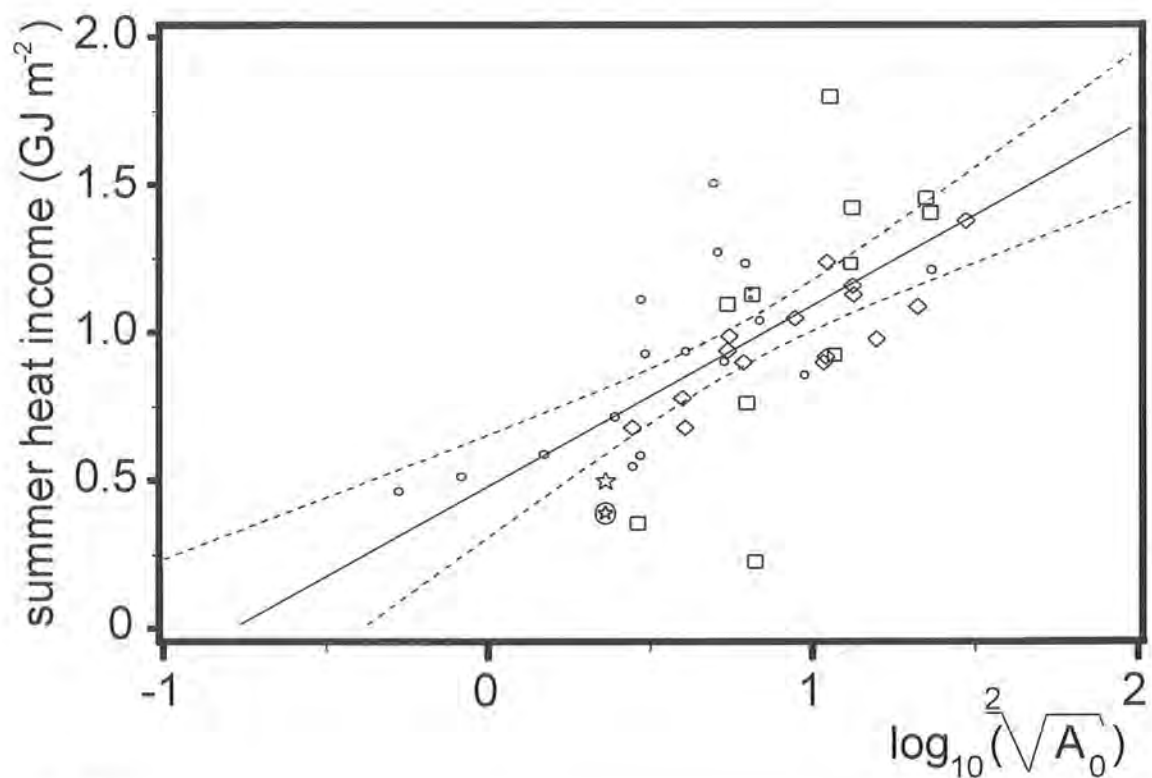
Während sich die oberflächennahen Schichten 1992 stärker als 1978–1980 erwärmten, schwächte sich diese Effekt mit der Tiefe schnell ab. Bereits in 10 m Tiefe lagen die Monatsmittelwerte der Temperatur 1992 wie schon 1978–1980 bei maximal 8°C (im Oktober, direkte Sondenmessungen). In 20 m Tiefe lagen 1992 wie bereits 1978–1980 die Monatsmittelwerte der Temperaturen stets unter 6°C und unterhalb von 30 m Tiefe wurden 5°C nicht überschritten. Die Besonderheit der Temperaturentwicklung des Jahres 1992 im Königssee zeigte sich allein in den obersten 10 m. Die Temperaturamplitude (April-Dezember), die im oberflächennahen Bereich 1992 16–17°C betrug, lag in 20 m Tiefe bei 2°C, in 30 m bei 1°C und ab 50 m Tiefe, wie bereits 1978–1980, bei wenigen Zehntel Graden (z.B. 0.5°C in 75 m).

Die niedrigen Temperaturen des Königssees und die geringe Einarbeitung von Wärme in die Tiefe haben Konsequenzen für die Lebensbedingungen der Organismen. 1992 war im Königssee während der warmen Jahreszeit, wie bereits 1978–1980 (SIEBECK, 1985), kein nennenswertes homothermes Epilimnion ausgebildet. Die thermische Schichtung begann meist unmittelbar unter der Wasseroberfläche oder doch in geringer Tiefe, erreichte ein Maximum in 5–7 m Tiefe und zwischen 10 m und 20 m Tiefe entsprachen die vertikalen Temperaturdifferenzen wieder denjenigen unmittelbar unter der Oberfläche. Aus Abbildung 6 und Tabelle 11 geht hervor, daß das Metalimnion ( $dT > 1^\circ\text{C m}^{-1}$ ) meist auf den Tiefenbereich von 2–10 m beschränkt war. Maximale rtr-Werte (>50) traten Mitte Juli und Mitte September im Tiefenbereich von 2–8 m auf. Damit waren die maximalen rtr-Werte 1992 deutlich in tieferen Wasserschichten zu finden als 1978–1980, als maximale rtr-Werte (>30) von Mitte Juni bis Mitte August ohne nennenswerte Tendenz zur Tiefenverlagerung in 2 m Tiefe vorlagen (SIEBECK, 1985). Die Berechnung der Temperaturdifferenzen und der rtr-Werte aus den Datensätzen der Routineprobenahme ist mit den in Abschnitt 2.3.2 beschriebenen Problemen behaftet. Die unabhängig von den Temperaturmessungen aus der Schöpfprobe aus den SIS-Sondenmessungen berechneten und im folgenden diskutierten Parameter, Wärmehalt und Stabilität, zeigen aber ebenfalls, daß die Erwärmung insgesamt und die Einarbeitung von Wärme in die Tiefe 1992 für den Königssee ungewöhnlich waren.



Tab. 51: Morphometrie und thermische Schichtung: Der Königssee (Messstationen Echowand, Eiswinkel und Schrainbach) im Vergleich zu anderen Seen. Angegeben sind: Geographische Position (Breitengrade), Höhenlage (m ü.N.N.), Fläche (km<sup>2</sup>), Maximaltiefe (m), mittlere Tiefe (m), sommerlicher, winterlicher und Jahreswärmegewinn (H<sub>bs</sub>, H<sub>bw</sub> und H<sub>ba</sub> in MJ m<sup>-2</sup>) sowie Gesamtarbeit, Stabilität und Windarbeit (G, S, und B in KJ m<sup>-2</sup>). Literaturdaten nach: (0) diese Untersuchung; (1) SIEBECK, 1985; (2) HUTCHINSON, 1957; (3) GELLER, 1992; (4) JOHNSON et al. (1978); (5) KLING, (1988); (6) SFB 248 unveröff. (\*) sommerlicher Wärmegewinn der obersten 50 m, der Wert der gesamten Wassersäule liegt etwa 50 MJ m<sup>-2</sup> höher.

See	Lit.	Geo. Pos.	Höhe	Fläche	Z <sub>max.</sub>	Z <sub>mitl.</sub>	H <sub>bs</sub>	H <sub>bw</sub>	H <sub>ba</sub>	G	S	B
Königssee:												
Echowand 1980	(1)	47°33'N	603	5.218	190	98	392*	100	492	-	1.67	-
Echowand 1992	(0)	"	"	"	190	98	553	-	-	5.23	4.91	0.32
Eiswinkel 1992	(0)	"	"	"	125	-	521	-	-	3.66	3.40	0.26
Schrainbach 1992	(0)	"	"	"	103	-	565	-	-	3.99	3.60	0.33
weitere Alpenseen:												
Weisser See	(2)	48°10'N	1054	0.3	59	23	465	142	607	-	-	-
Lunzer Untersee	(2)	47°57'N	607	0.7	34	20	515	59	574	0.91	0.38	0.52
Gmundner See	(2)	47°53'N	422	25.7	197	90	1273	125	1398	-	-	-
Chiemsee	(1)	47°53'N	518	82.2	73	26	-	-	857	-	2.10	-
Attersee	(2)	47°52'N	469	46.7	171	84	1043	113	1156	-	-	-
Tegernsee	(2)	47°45'N	725	9.1	71	40	930	134	1064	-	-	-
Schliersee	(2)	47°44'N	778	2.2	37	25	590	25	615	-	-	-
Staffelsee	(2)	47°42'N	648	7.7	40	11	548	88	636	-	-	-
Bodensee	(2)	47°39'N	395	538.5	252	90	1214	0	1214	-	-	-
Überlinger See 7/92	(6)	47°39'N	395	50.0	145	82	1150	-	-	10.70	8.50	2.20
Überlinger See 8/92	(6)	47°39'N	395	50.0	145	82	1120	-	-	10.50	9.30	1.20
Kochelsee	(2)	47°38'N	600	6.0	65	29	716	159	875	-	-	-
Walchensee	(2)	47°35'N	802	16.4	196	79	938	0	938	-	-	-
Hallstätter See	(2)	47°35'N	508	8.6	125	65	1114	0	1114	-	-	-
Greifensee	(2)	47°23'N	439	8.6	34	17	586	84	670	-	-	-
Zürichsee	(2)	47°15'N	409	88.7	143	44	858	51	909	-	-	-
Walensee	(2)	47°09'N	423	24.2	151	103	1507	(-84)	1507	-	-	-
Zugersee	(2)	47°04'N	417	38.2	198	84	1235	0	1235	-	-	-
Wörther See	(2)	46°37'N	548	28.2	85	43	904	113	1017	-	-	-
Nord- und Mittelamerika:												
Marion	(4)	49°17'N	300	0.1	6	2	-	-	188	0.06	0.01	0.05
Washington	(2)	47°40'N	6	128	65	18	1800	(-109)	1800	-	-	-
Findley	(4)	47°38'N	1200	0.1	27	8	-	-	1030	0.30	0.13	0.17
Mirror	(4)	43°57'N	213	0.2	11	6	-	-	590	0.41	0.13	0.28
Green	(2)	43°48'N	278	29.7	72	33	1097	327	1424	-	-	1.98
Mendota	(2)	43°07'N	259	39.2	26	12	764	220	984	1.69	0.50	1.19
Seneca	(2)	42°45'N	135	175.4	188	89	1424	226	1650	-	-	2.82
Cayuga	(2)	42°45'N	116	172.1	133	55	1234	402	1636	-	-	2.40
Canandaigua	(2)	42°45'N	209	42.3	84	39	1130	-	-	-	-	1.89
Lawrence	(4)	42°26'N	282	0.1	13	6	-	-	586	0.50	0.20	0.30
Pyramid	(2)	40°10'N	1173	532	104	57	1407	(-293)	1407	12.58	8.78	3.80
Lake Tahoe	(2)	39°09'N	1890	499	501	249	1457	0	1457	-	-	3.04
Atitlan	(2)	14°40'N	1555	136.9	341	183	926	(-12071)	926	24.76	21.09	3.67
Amatitlan	(2)	14°25'N	1189	8.2	34	19	356	(-1242)	356	1.14	0.40	0.74
Güija	(2)	14°13'N	426	44.3	26	17	227	(-1344)	227	1.11	0.17	0.94
Afrika:												
Barombi Mbo	(5)	04°40'N	301	4.2	110	69	-	-	-	15.08	5.78	9.29
Wum	(5)	04°30'N	1177	0.5	124	48	-	-	-	3.73	3.07	0.66
Manengouba-F	(5)	05°05'N	1920	0.2	168	62	-	-	-	3.02	2.12	0.91
Disoni	(5)	04°45'N	455	1.7	80	41	-	-	-	4.15	1.93	2.22
Mbalang	(5)	07°20'N	1130	0.5	52	30	-	-	-	2.58	1.63	0.95
Tizong	(5)	07°15'N	1160	0.1	48	26	-	-	-	2.29	1.29	1.00
Bambuluwe	(5)	05°55'N	2053	0.3	58	39	-	-	-	1.20	0.85	0.36
Oku	(5)	06°10'N	2227	2.4	52	32	-	-	-	0.75	0.32	0.43
Araukanische (38–42° S) westpatagonische (42–47°S) Seen:												
Villarrica	(3)	39°15'S	230	175.9	165	120	1160	-	-	2.45	1.93	0.52
Calafquèn	(3)	39°32'S	203	120.6	212	115	920	-	-	2.26	1.90	0.36
Panguipulli	(3)	39°43'S	140	116.9	268	125	900	-	-	2.75	2.35	0.39
Riñihue	(3)	39°50'S	117	77.5	323	162	1050	-	-	3.91	3.34	0.56
Pirehueico	(3)	39°56'S	586	30.4	145	62	990	-	-	0.96	0.62	0.34
Ranco	(3)	40°14'S	69	442.6	199	122	1090	-	-	2.46	1.90	0.56
Rupanco	(3)	40°50'S	118	247.5	274	163	980	-	-	3.03	2.57	0.46
Todos los Santos	(3)	41°06'S	189	178.5	337	193	1130	-	-	3.72	3.21	0.51
Llanquihue	(3)	41°09'S	51	870.5	317	182	1380	-	-	4.35	3.19	1.16
Espolón	(3)	43°10'S	410	15.6	162	83	780	-	-	0.63	0.49	0.15
Yelcho	(3)	43°18'S	44	122.3	225	120	1240	-	-	2.31	1.62	0.69
Rossetot	(3)	44°06'S	65	37.3	287	153	900	-	-	1.41	1.16	0.25
Risopatrón	(3)	44°15'S	142	7.6	142	76	680	-	-	0.67	0.54	0.13
Riesco	(3)	45°31'S	25	16.3	126	67	680	-	-	0.42	0.28	0.14
Elizalde	(3)	45°46'S	225	29.8	203	107	940	-	-	1.26	0.82	0.44



**Abb. 62:** Der Königssee im Vergleich zu anderen Seen: Oben sommerlicher Wärmegewinn in Abhängigkeit von der Quadratwurzel der Seefläche ( $H_{bs}$  in  $\text{GJ m}^{-2}$  vs.  $A_0$  in  $\text{m}^{-2}$ ) und unten Stabilität in Abhängigkeit von der Maximaltiefe ( $S$  in  $\text{KJ m}^{-2}$  vs.  $z_{\text{max}}$  in m). Die Daten sind kombiniert aus HUTCHINSON (1957), JOHNSON et al. (1978), SIEBECK (1985), KLING (1988), GELLER (1992) und dieser Untersuchung. Die Daten für den Überlinger See (kleine Kreise) sind bisher unveröffentlichte Messungen des SFB 248 vom Juli und August 1992.



Das Untersuchungsjahr 1992 war außergewöhnlich warm. Die Monatsmittelwerte der Wassertemperatur an der Oberfläche lagen im Juli und August bei 16–20°C und damit deutlich höher als 1978–1980 (maximal 16°C im August). Solche im Vergleich zu früheren Jahren ungewöhnlich hohen Wassertemperaturen waren allerdings nur in den obersten Wasserschichten zu finden. Bereits in 5 m Tiefe lag die maximale Monatsmitteltemperatur 1992 nurmehr 1.5°C höher als 1978–1980 (13.5°C vs. 12°C im August) und ab 10 m Tiefe (maximal 8°C im Oktober) war kein Unterschied zwischen den Untersuchungsjahren mehr festzustellen.

Die extrem hoch liegende Thermokline wurde bereits in früheren Königssee-Untersuchungen beobachtet. SCHINDLER (1950) schreibt, daß der Haupttemperaturabfall in den Sommermonaten 1947–1949 stets zwischen 0 und 5 m – meist zwischen 3 und 5 m lag (wobei die meisten Meßwerte für den extrem warmen Sommer 1947 vorlagen).

GESSNER (1944, 1948 & 1950) stellte fest, daß der Chlorophyll-Gehalt des Königssees (bis 1 µg Chl-a l<sup>-1</sup> im Jahr 1942 und im Extremfall bis 8 µg Chl-a l<sup>-1</sup> im Jahr 1941) und der des Würmsees durchaus vergleichbar ist, das Maximum der Chlorophyll-Konzentration im Würmsee aber oberhalb und im Königssee unterhalb der Thermokline liegt. Dies führt nach GESSNER dazu, daß das Phytoplankton des Königssees hohe Sedimentationsverluste erleidet: Das im Mai in 15 m Tiefe auftretende Chlorophyllmaximum verlagert sich bis September in 20 m Tiefe, wobei es gleichzeitig auf etwa ein Drittel des Ausgangswertes erodiert wird.

Abbildung 6 zeigt, daß der maximale Wärmeinhalt des Königssees im August erreicht wurde (vgl. auch SIEBECK, 1985). Somit erscheint es gerechtfertigt, den sommerlichen Wärmegewinn ( $H_{b,s}$ ) aus den drei Mitte August gemessenen Temperaturprofilen (vgl. Tab. 51) zu berechnen. Die drei (ohnein sehr ähnlichen) Profile gehen in die Berechnung des sommerlichen Wärmegewinns des ganzen Sees gewichtet nach den durch sie repräsentierten (geschätzten) Flächenanteilen des Königssees ein (Echowand 50 %; Schrainbach 30 %, Eiwinkel 20 %; vgl. Abb. 1). Da besonders im Königssee die Temperaturdynamik weitgehend auf die obersten Wasserschichten beschränkt ist und der Anteil von Flachwasserzonen gering ist, kann die Gewichtung nach Flächenanteilen, die die unterschiedliche Tiefe der einzelnen Seeteile vernachlässigt, als hinreichend genau betrachtet werden. Es ergibt sich ein sommerlicher Jahreswärmegewinn von 550 MJ m<sup>-2</sup> für die gesamte Wassersäule und 508 MJ m<sup>-2</sup> für die obersten 50 m. Dieser für 1992 berechnete sommerliche Wärmegewinn des Königssees war etwa um ein Viertel höher als 1980 (392 MJ m<sup>-2</sup> für die 0–50 m Zone; SIEBECK, 1985). Unter der Annahme, daß der winterliche Wärmegewinn 1992 wie 1980 etwa 100 MJ m<sup>-2</sup> (obere 50 m) betrug ergibt sich ein Jahreswärmebudget von 600–700 MJ m<sup>-2</sup>.

Auch 1992, wie bereits 1978–1980 und in den 40er Jahren, bildete der Königssee während der Stagnationsphase kein homothermes Epilimnion von nennenswerter Mächtigkeit aus. Der thermisch stabil geschichtete Bereich erstreckte sich maximal auf die obersten 10 m.

In Abbildung 62 ist die Abhängigkeit a) des sommerlichen Wärmegewinns von der Wurzel der Seefläche und b) der Stabilität von der Maximaltiefe für den Königssee und verschiedene Seen in den Alpen, in Amerika (Nord-, Mittel- und Südamerika) sowie Afrika dargestellt (HUTCHINSON, 1957; JOHNSON et al., 1978; SIEBECK, 1985; KLING, 1988; GELLER, 1992 und bisher unveröffentlichte Daten von Juli und August 1992 des Limnologischen Instituts Konstanz). Die verwendeten Literaturdaten sind in Tabelle 51 zusammengestellt.

Der sommerliche Wärmegewinn des Königssees 1992 ist, wenn auch in geringerem Maße als 1980, als eher niedrig für einen See seiner Größe einzuschätzen. Von den Gewässern vergleichbarer Größe (etwa 1–10 qkm) erreichen nur einige mittelamerikanische, tropische Gewässer deutlich geringere Werte (Lake Amatitlan und der größere Lake Güija). Die Alpenseen von vergleichbarer Größe (Schliersee, Staffelsee und Greifensee) und ähnlichem Wärmebudget (sommerlicher Wärmegewinn 500–600 MJ m<sup>-2</sup>) sind durchwegs deutlich flacher (mittlere Tiefe 10–25 m) als der Königssee, so daß möglicherweise die Wärmeaufnahme hier durch das Wasservolumen begrenzt ist (GORHAM, 1964). Der Königssee paßt sehr gut in die von GELLER (1992) für chilenische Seen aufgestellte Beziehung von sommerlichem Wärmegewinn und Quadratwurzel der Oberfläche. Im Vergleich mit den einzelnen chilenischen Seen ähnelt der Königssee vor allem solchen Seen (Espolón, Risopatrón, Riesco), die durch das maritime Klima (kühle Sommer und milde Winter) und/oder ihre Lage in einem in Nord-Süd-Richtung orientierten fjordartigen Tal (Risopatrón), ein geringes Wärmeeinkommen haben.

Die Stabilität der thermischen Schichtung (S) wird nach GELLER (1992) in erster Linie von der Tiefe der Gewässer beeinflusst. Dementsprechend variiert auch die Stabilität des Königssees am 14. August 1992 an drei verschiedenen tiefen Meßstationen zwischen 3.4 KJ m<sup>-2</sup> und 4.9 KJ m<sup>-2</sup> (vgl. Abb. 8 & 62, Tab. 51). Mit diesen Werten erreicht der Königssee 1992 eine etwas höhere Stabilität, als sie für die von GELLER (1992) untersuchten chilenischen Seen typisch ist (1980 lag die Stabilität des Königssees im selben Bereich wie die der chilenischen Seen.). Höhere Stabilitätswerte als im Königssee sind von tropischen Gewässern (L. Atitlan, L. Barombi Mbo) oder besonders salzhaltigen Gewässern der gemäßigten Zone (z.B. L. Pyramid) bekannt. Auffällig ist, daß das fjordartige Westbecken des Bodensees, der Überlinger See, im Juli/August 1992 ebenfalls extrem hohe Stabilitätswerte (um 9 KJ m<sup>-2</sup>) erreichte. Diese, wie auch die Daten der chilenischen Seen, wurden mit derselben Methode gemessen und berechnet. Es liegen leider nur wenige Vergleichsdaten von Seen der Alpen vor, es ist aber

anzunehmen, daß die hohen Stabilitätswerte von 1992 wesentlich durch die extreme Witterung bedingt sind.

Der sommerliche Wärmegewinn des Königssees (0–50 m) lag 1992 mit etwa  $500 \text{ MJ m}^{-2}$  rund  $100 \text{ MJ m}^{-2}$  höher als 1978–1980. Dieser Wert ist aber im Vergleich zu anderen Seen als niedrig einzuschätzen. Die erreichte Stabilität der thermischen Schichtung ( $3\text{--}5 \text{ KJ m}^{-2}$  an verschiedenen tiefen Meßstationen) hingegen ist vergleichsweise hoch.

#### 4.1.2 Sichttiefe und euphotische Zone

Im Vergleich zum Zeitraum 1978–1980 als sich die Sichttiefe „die meiste Zeit des Jahres zwischen 6–12 m bewegte“ und ein Maximalwert von 18 m erreichte (SIEBECK, 1985), wurden 1992 mit Werten von zumeist 5–10 m und einem Maximum von 16.5 m geringfügig niedrigere Werte gemessen. Auch das von 1978 bis 1980 beobachtete „regelmäßige Auftreten von Minimalwerten der Sichttiefe zwischen Mai und September infolge relativ hoher Algendichten“ (SIEBECK, 1985) konnte 1992 nicht so ausgeprägt beobachtet werden. Die Algen-Biomasse lag im warmen Jahr 1992 höher als 1978–1980 (vgl. Abschn. 3.2.1), so daß geringere Sichttiefen, zumindest aber ein deutlicher Rückgang während der Algenmaxima zu erwarten gewesen wären. Die Änderungen der Sichttiefe werden für 1992 jedoch zu weniger als 50 % durch die Änderungen der Phytoplankton-Biomasse erklärt: Für die obersten 20 m ergibt sich ein Korrelationskoeffizient von  $r^2 = -0.47$  ( $p = 0.01$ ;  $n = 29$ , drei Serien von  $n = 32$  mit durch allochthone Einträge bedingte Minima der Sichttiefe ausgenommen) und für die gesamte Wassersäule von  $r^2 = -0.43$  ( $p = 0.02$ ,  $n = 29$ ). Für die Biomasse der Gesamtgesellschaft liegen die Werte noch niedriger,  $r^2 = -0.38$  ( $p = 0.04$ ,  $n = 29$ ) für die obersten 20 m und  $r^2 = -0.37$  ( $p = 0.05$ ,  $n = 29$ ) für die gesamte Wassersäule. Die Unterschiede zwischen 1978–1980 und 1992 waren aber gering, besonders da für 1992 keine Werte für Januar bis März und nur wenige Werte für die Monate April, November und Dezember, also für die Zeit, für die maximale Sichttiefen zu erwarten sind. Die Winterwerte kontrastieren besonders in den Jahren 1979 und 1980 die sommerlichen Minima der Sichttiefe.

Die Jahresdurchschnittswerte der Sichttiefe des mesoeutrophen bis oligotrophen Fuschsees (Reoligotrophierung in diesem Zeitraum) stieg von 1978 bis 1981 von 4.7 m auf 7.1 m, im mesotrophen Mondsee wurden für den selben Zeitraum 3.6–5.9 m gemessen (MOOG, 1982 a). Nur für den mesotrophen Bodensee und den oligotrophen Attersee lagen die Jahresmittelwerte der Sichttiefe mit 6–9 m (für 1980–1990; TILZER et al., 1991) und 8.6–11.6 m (1978–1981; MOOG, 1982 a) im Bereich der Werte des Königssees (Mittelwert der Vegetationsperiode 1992 = 8.6 m).

Die Schichtdicke der euphotischen Zone (1% PAR) im Königssee wurde für 1992 mit einer für den Bodensee

entwickelten empirischen Beziehung von Sichttiefe und euphotischer Zone (TILZER, 1988; TILZER & BEESE, 1988) zu durchschnittlich 16 m (12–23 m) geschätzt. Im Bodensee hat die euphotische Zone eine Mächtigkeit von 5–23 m (TILZER, 1988; TILZER & BEESE, 1988), der Jahresmittelwert bewegt sich 1980–1990 zwischen 14 m und 16 m (TILZER et al., 1991). Während die so berechneten Maximalwerte der euphotischen Zone von Königssee und Bodensee mit 23 m gleich sind, ist der Minimalwert im Bodensee deutlich geringer als im Königssee. Der über die Vegetationsperiode (April–Dezember) des Königssees berechnete Durchschnittswert der euphotischen Zone von 16 m liegt im Bereich der Maximalwerte der ganzjährigen Mittel (also unter Einschluß der Winterwerte) des Bodensees. Da der Königssee zu den klarsten Seen Mitteleuropas gehört (SIEBECK, 1985), ist die so geschätzte euphotische Zone wahrscheinlich eine Unterschätzung des tatsächlichen Wertes. SIEBECK (1985) gibt die mittlere Untergrenze der euphotischen Zone im Königssee mit 20 m an. Gleichzeitig bildeten die obersten 20 m in etwa die trophogene Zone des Königssees, so treten z.B. Sauerstoffübersättigungen niemals unterhalb dieser Tiefe auf (SIEBECK, 1985). Die Tiefenausdehnung der euphotischen Zone (Untergrenze in 12–23 m Tiefe) übersteigt im Königssee die des Metalimnions (Untergrenze in maximal 10–12 m Tiefe) und reicht in das Hypolimnion hinein.

Die hohe Eindringtiefe des Lichtes bewirkt, daß die euphotische Zone sich über das (ohnehin nur gering ausgedehnte) Epilimnion hinaus bis ins Hypolimnion erstreckt. Dies hat zum einen zur Folge, daß das Phytoplankton im Hypolimnion hohe Sedimentationsverluste erleidet und zum anderen, daß das Gesamtphytoplankton hohe „standing stock“-Werte erreichen kann, da eine potentiell produktive Zone großer Mächtigkeit zur Verfügung steht (GESSNER, 1944; 1948 & 1950). GESSNER (1950) kommt zu der „Schlußfolgerung, daß die Klarheit des Wassers im Königssee nicht – wie man früher glaubte – Folge der großen Lebensarmut sei, sondern daß sie Ursache ist für den großen Reichtum an Planktonorganismen.“

Die Sichttiefe war 1992 mit zumeist 5–10 m (und maximal 16.5 m) etwas niedriger als 1978–1980. Auch die aus der Sichttiefe abgeschätzte euphotische Tiefe lag mit durchschnittlich 16 m (Bereich 7–23 m) etwas niedriger als 1978–1980 (20 m). Die euphotische Zone erstreckte sich damit bis in das Hypolimnion. Der Königssee gehört nach wie vor zu den klarsten Gewässern Mitteleuropas.

#### 4.1.3 Nährstoffe und elektrische Leitfähigkeit

Die elektrische Leitfähigkeit als Summenparameter der Ionenkonzentration des Wassers bewegte sich 1992 im selben Bereich ( $125\text{--}177 \mu\text{S cm}^{-1}$ ) wie bereits 1978–1980 ( $117\text{--}174 \mu\text{S cm}^{-1}$ ). Die Leitfähigkeitswerte sind in sofern von besonderem Interesse, als sie für 1992 der beste verfügbare Parameter zur Beschreibung der zeit-



Tab. 52: Nährstoff-Konzentrationen: Vergleich des Königssees 1992 mit dem Königssee 1978–1980 (SIEBECK, 1985) sowie dem oligotrophen Attersee 1978–1981 (BROSSMANN et al., 1979; NEUHUBER et al., 1980; BROSSMANN & ZAHRADNIK, 1981 & 1982) und dem meso-eutrophen bis oligotrophen Fuschlsee (HASLAUER, 1979, 1980, 1981 & 1982). „Über Grund“ bedeutet für den Königssee 1978–1980 180 m Tiefe im Nordbecken (Minimum der Silikatkonzentration geschätzt nach Abbildung 40 in SIEBECK, 1985) und für 1992 100 m Tiefe im Südbecken, für den Attersee 120 m Tiefe und 60 m für den Fuschlsee.

	Königssee 1978–1980		Königssee 1992		Attersee 1978–1981		Fuschlsee 1978–81	
	NO <sub>3</sub> -N (µg l <sup>-1</sup> )	SiO <sub>2</sub> -Si (µg l <sup>-1</sup> )	NO <sub>3</sub> -N (µg l <sup>-1</sup> )	SiO <sub>2</sub> -Si (µg l <sup>-1</sup> )	NO <sub>3</sub> -N (µg l <sup>-1</sup> )	SiO <sub>2</sub> -Si (µg l <sup>-1</sup> )	NO <sub>3</sub> -N (µg l <sup>-1</sup> )	o-PO <sub>4</sub> -P (µg l <sup>-1</sup> )
Oberfläche	300–540	61– 280	–	–	249–673	91– 820	225–722	<1–16
0–20 m	405–540	63– 303	368–618	61–495	249–777	53– 825	197–770	<1–19
20–30	–	–	506–563	290–520	246–749	145– 849	242–752	<1–19
40–50	–	–	559–573	522–647	270–661	288– 868	123–840	<1–20
über Grund	370–580	1400–2500	534–564	683–806	295–612	551–1370	307–849	<1–29
Wertebereich	300–580	93–2470	368–618	61–806	249–777	53–1370	197–849	<1–29

lich-räumlichen Entwicklung der Primärproduktion im Vergleich zu der über P/B-Verhältnisse aus der Phytoplankton-Biomasse abgeschätzten Produktion pro Flächeneinheit ist.

Während 1978–1980 Minima der Leitfähigkeit im Juli und besonders im August direkt unter der Oberfläche auftraten, wurden 1992 Minima der Leitfähigkeit (125–128 µS cm<sup>-1</sup>) von Mitte Juni bis Mitte Juli in der Tiefenzone von 4–12 m, also früher und in tieferen Wasserschichten als 1978–1980, gemessen. Minima der Leitfähigkeit traten 1978–1980 zeitgleich mit Maxima der Sauerstoffkonzentration auf, letztere lagen aber in etwas tieferen Wasserschichten (ca. 10 m) vor. Das Produktionsmaximum lag 1978–1980 in 4–5 m Tiefe. Der Variationskoeffizient der elektrischen Leitfähigkeit, als Indikator für die Dynamik biologischer Prozesse, war in der 0–8 m Zone mit um 8 % (7.9–8.1 %) maximal, bis in 20 m Tiefe nahm der Wert auf 3.1 % ab und betrug unterhalb von 28 m Tiefe weniger als 1 %.

Auch die saisonalen Änderungen der Nährstoff-Konzentrationen (vgl. Abschn. 3.1.7 sowie Tab. 13 bis 15) sprechen dafür, daß sich die trophogene Zone in den Bereich des Hypolimnion hinein erstreckt. Die Variabilität sowohl der Nitrat- als auch der Silikat-Konzentrationen war in den obersten 20 m hoch und unterhalb 30 m Tiefe äußerst gering, die Zone 20–30 m nahm eine intermediäre Stellung ein. Die Nitratkonzentrationen wiesen in den oberen 20 m Variationskoeffizienten von 10–20 % auf, in 20–30 m nurmehr 3.3 % und um 1 % in 40–100 m Tiefe. Die Silikat-Konzentration variierte in den obersten 20 m um 40–70 % in 20–30 m betrug der Variationskoeffizient hier 15 % und unterhalb dieser Zone 3–7 %.

Die Nitratstickstoff-Konzentration, soweit sich das anhand der sechs für 1992 verfügbaren Untersuchungsreihen verfolgen läßt, bewegte sich 1992 (368–618 µg NO<sub>3</sub>-N l<sup>-1</sup>) im selben Bereich wie bereits 1978–1980 (300–580 µg NO<sub>3</sub>-N l<sup>-1</sup>) und folgte demselben zeitlichen Entwicklungsmuster: Im Frühjahr einsetzende Nitratstickstoff-Verarmung der oberen Wasserschichten und Wiederauffüllung des Nitratstickstoff-Vorrates mit abnehmender thermischer Schichtung. Auch 1978–1980 war die Dynamik des Nitratstickstoff-Umsatzes weitestgehend auf die obersten 20 m beschränkt. Im ebenfalls

oligotrophen Attersee umfassen die Nitratstickstoff-Konzentrationen mit 249–777 µg NO<sub>3</sub>-N l<sup>-1</sup> einen ähnlichen, aber etwas weiteren Bereich wie im Königssee (BROSSMANN et al., 1979; NEUHUBER et al., 1980; BROSSMANN & ZAHRADNIK, 1981 & 1982). Auch der Konzentrationsbereich des Fuschlsees ist mit 197–849 µg NO<sub>3</sub>-N l<sup>-1</sup> nicht grundsätzlich von dem der beiden genannten Seen verschieden (HASLAUER, 1979, 1980, 1981 & 1982).

Der Konzentrationsbereich des Silikats lag 1992 (61–806 µg SiO<sub>2</sub>-Si l<sup>-1</sup>) niedriger als 1978–1980 (93–2470 µg SiO<sub>2</sub>-Si l<sup>-1</sup>), allerdings waren Maximalwerte 1978–1980 über Grund in 180 m Tiefe im Nordbecken gemessen worden. Bereits in 100 m Tiefe, der Maximaltiefe des Südbeckens, traten 1978–1980 mit 950–1150 µg SiO<sub>2</sub>-Si l<sup>-1</sup> etwas höhere Silikat-Konzentrationen als 1992 auf. Die höchsten Werte traten 1978–1980 zwischen Juni und September, also zu einer 1992, hinsichtlich chemischer Parameter, nur unzureichend beobachteten Zeit, auf. Für die obersten 20 m zeigten beide Untersuchungen einen ähnlichen Konzentrationsbereich (vgl. Tab. 52) und eine vergleichbare zeitliche Entwicklung. Der im Frühjahr vorliegende hohe Silikat-Gehalt in der trophogenen Zone (0–20 m) wird im Laufe der Zeit zunehmend aufgezehrt, wobei gleichzeitig infolge sedimentierender Algen die Konzentrationen unterhalb von 30 m zunahm (vgl. MOOG, 1980). In der Tiefenzone 20–30 m erfolgte von April bis Ende Juli eine leichte Abnahme der Silikat-Konzentration bis die Schicht in den sich ausdehnenden mikrotischen Bereich einbezogen wurde. Der Konzentrationsbereich der Silikat-Werte liegt im Attersee mit 53–1370 µg SiO<sub>2</sub>-Si l<sup>-1</sup> den Werten des Königssees vergleichbar (BROSSMANN et al., 1979; NEUHUBER et al., 1980; BROSSMANN & ZAHRADNIK, 1981 & 1982).

Die Konzentration gelösten reaktiven Phosphors (SRP) im Königssee lag 1992 wie bereits 1978–1980 zumeist unter oder im Bereich der Nachweisgrenze von 1 µg PO<sub>4</sub>-P l<sup>-1</sup>. SIEBECK (1985) beschreibt für den Königssee typische Phosphat-Konzentrationen von 1–6 µg PO<sub>4</sub>-P<sub>total</sub> l<sup>-1</sup> bei Maximalwerten von 11 µg PO<sub>4</sub>-P<sub>total</sub> l<sup>-1</sup> (während einer *Uroglena* Blüte) und Winterwerten (November bis März) von 2–4 µg PO<sub>4</sub>-P<sub>total</sub> l<sup>-1</sup>. Auch im oli-

gotrophen Attersee liegen die ortho-Phosphat-Konzentrationen zumeist unter  $1 \mu\text{g ortho-PO}_4\text{-P l}^{-1}$ , nur vereinzelt und in Nähe des Seegrundes werden Werte von bis zu  $2.5 \mu\text{g ortho-PO}_4\text{-P l}^{-1}$  gemessen (BROSSMANN et al., 1979; NEUHUBER et al., 1980; BROSSMANN & ZAHRADNIK, 1981 & 1982). Der meso-eutrophe Fuschlsee hingegen zeigt deutlich höhere ortho-Phosphatwerte (HASLAUER, 1979, 1980, 1981 & 1982; vgl. Tab. 52).

Der Nährstoff-Gehalt des Königssees war 1992 gegenüber 1978–1980 unverändert. Die auftretenden Nitratstickstoff- ( $370\text{--}620 \mu\text{g NO}_3\text{-N l}^{-1}$ ) und Silikat-Konzentrationen ( $60\text{--}800 \mu\text{g Si l}^{-1}$ ) entsprechen denen anderer oligotropher Seen. Gelöster reaktiver Phosphor (SRP) lag nach wie vor nur in Konzentrationen im Bereich der Nachweisgrenze vor.

## 4.2 Biotische Parameter

### 4.2.1 Sukzession der Planktongesellschaft, das PEG-Modell

In diesem Abschnitt soll die Entwicklung der Planktongesellschaft unter dem Aspekt des sogenannten PEG-Modells („*plankton ecology group model*“) betrachtet werden.

SOMMER et al. (1986) beschreiben die saisonalen Ereignisse in einem idealisierten Standard-See, dessen Planktongesellschaft aus Phytoplankton und Zooplankton besteht. Die in der Originalarbeit von 1–24 durchnummerierten Phasen-Ereignisse zeigen, daß die Planktongesellschaft sowohl nährstoffreicher als auch nährstoffarmer Gewässer im Herbst und Winter vorwiegend durch physikalische Parameter (Lichtklima, Durchmischungstiefe, Temperatur) kontrolliert wird, während im Sommer den biologischen Parametern (Nährstoff- bzw. Futterlimitation, Fraß- und Konkurrenzdruck) höhere Bedeutung zukommt. Das PEG-Modell wurde vor allem am Beispiel des Bodensees erarbeitet und an vergleichbaren Seen überprüft. Die Vorgänge scheinen in oligotrophen Gewässern prinzipiell ähnlich, aber stark verlangsamt abzulaufen, so daß nur der erste Teil der Sukzession realisiert wird (LAMPERT & SOMMER, 1993). Die 24 Phasen werden hier zu vier Hauptphasen (Frühjahrsblüte, Klarwasserstadium, Sommerplankton sowie Herbst- und Winterplankton) zusammengefaßt. Diese Hauptphasen werden zunächst dargestellt und anschließend mit dem Geschehen im Königsee verglichen. In Abbildung 63 ist die Planktonsukzession des Königssees in der Darstellungsweise der Originalarbeit (Fig. 6 in SOMMER et al., 1986) wiedergegeben.

A) PEG-Modell Phasen 1–4 (Frühjahrsblüte): Im zeitigen Frühjahr setzt ein unlimitiertes Wachstum kleiner, schnellwüchsiger Algen (*r*-Strategen), besonders Cryptophyceen und zentrische Diatomeen, ein. Dies wird durch die zu dieser Zeit hohe Nährstoff-Verfügbarkeit und steigende Sonneneinstrahlung ermöglicht. Letztere verbessert das Lichtklima und er-

höht durch die in dieser Zeit einsetzende thermische Schichtung die Aufenthaltsdauer der Phytoplankter in der euphotischen Zone. In Gewässern von geringer Tiefe und in oligotrophen Seen spielen während der Frühjahrsblüte neben kleinen zentrischen oft auch große Diatomeen-Arten eine bedeutende Rolle.

Die Frühjahrsblüte kleiner, gut freßbarer Algen bildet die Nahrungsbasis für herbivore Zooplankter. Innerhalb der herbivoren Zooplankter treten zunächst kleine, schnellwüchsige Arten (Ciliaten und Rotatorien) später größere Formen (Copepoden und Cladoceren) auf. Diese Zooplankter entwickeln sich aus Ruhestadien und/oder erreichen zu dieser Zeit maximale Fekundität. Abundanzen und Biomassen der herbivoren Arten steigen an, bis ihre „*community-grazing-rate*“ die Wachstumsraten des Phytoplanktons überschreiten.

Die zeitliche Abfolge der Blüten von zunächst Phyto- und dann herbivorem Zooplankton ist typisch für die meisten Seen, nur selten gehen hohe Populationsdichten von Rotatorien, **Eudiaptomus** oder **Bosmina** der Algenblüte voraus. Die Sukzession der herbivoren Zooplankter, zuerst Ciliaten, dann Rotatorien und dann Cladoceren, wobei kleine Cladoceren (**Bosmina**, **Ceriodaphnia**) vor großen Cladoceren (**Daphnia**) erscheinen, ist ebenfalls typisch für viele Seen. Weniger einheitlich ist die Entwicklung der Copepoden, diese bilden vor, während oder nach der Cladocerenblüte Maxima aus.

Das Auftreten einer mehr oder weniger scharf abgegrenzten Frühjahrsblüte ist in eutrophen Gewässern sehr viel deutlicher ausgeprägt als in oligotrophen Seen. In letzteren scheint die Anzahl von Ruhestadien, die das Epilimnion erreichen und die Ausgangspopulation des herbivoren Zooplanktons bilden, bedeutsam für die Populationsdynamik der Zooplankter zu sein. Die relative Differenz dieser Startpopulation zur „*carrying capacity*“ ist in oligotrophen Seen geringer als in eutrophen.

B) PEG-Modell Phasen 5–7 (Klarwasserstadium): Die Phytoplankton-Biomasse wird durch den Fraßdruck der herbivoren Zooplankter auf so geringe Werte gedrückt, daß sich dieser Rückgang in einer Erhöhung der Wassertransparenz auswirkt. Hierbei werden gleichzeitig Nährstoffe wieder verfügbar gemacht. Im Klarwasserstadium besteht ein Gleichgewicht des Wachstums freßbarer Algen und des Fraßdrucks durch das Zooplankton, wobei sich die Zusammensetzung des Phytoplanktons zunehmend zu nicht freßbaren Formen hin verschiebt.

Das Verhältnis von maximaler Algen-Biomasse im Frühjahr und minimaler Algen-Biomasse während des Klarwasserstadiums beträgt 4–16 in eutrophen Seen und 2–16 (und bis zu 32) in oligotrophen Seen. Das Phänomen tritt am deutlichsten in meso- und eutrophen Seen, deren Frühjahrsplankton vorwiegend aus kleinen, freßbaren Algen besteht, zutage. In oligotrophen Seen ist ein Klarwasserstadium im späten Frühjahr nur ansatzweise zu erkennen und zieht sich bis in den Sommer hinein.



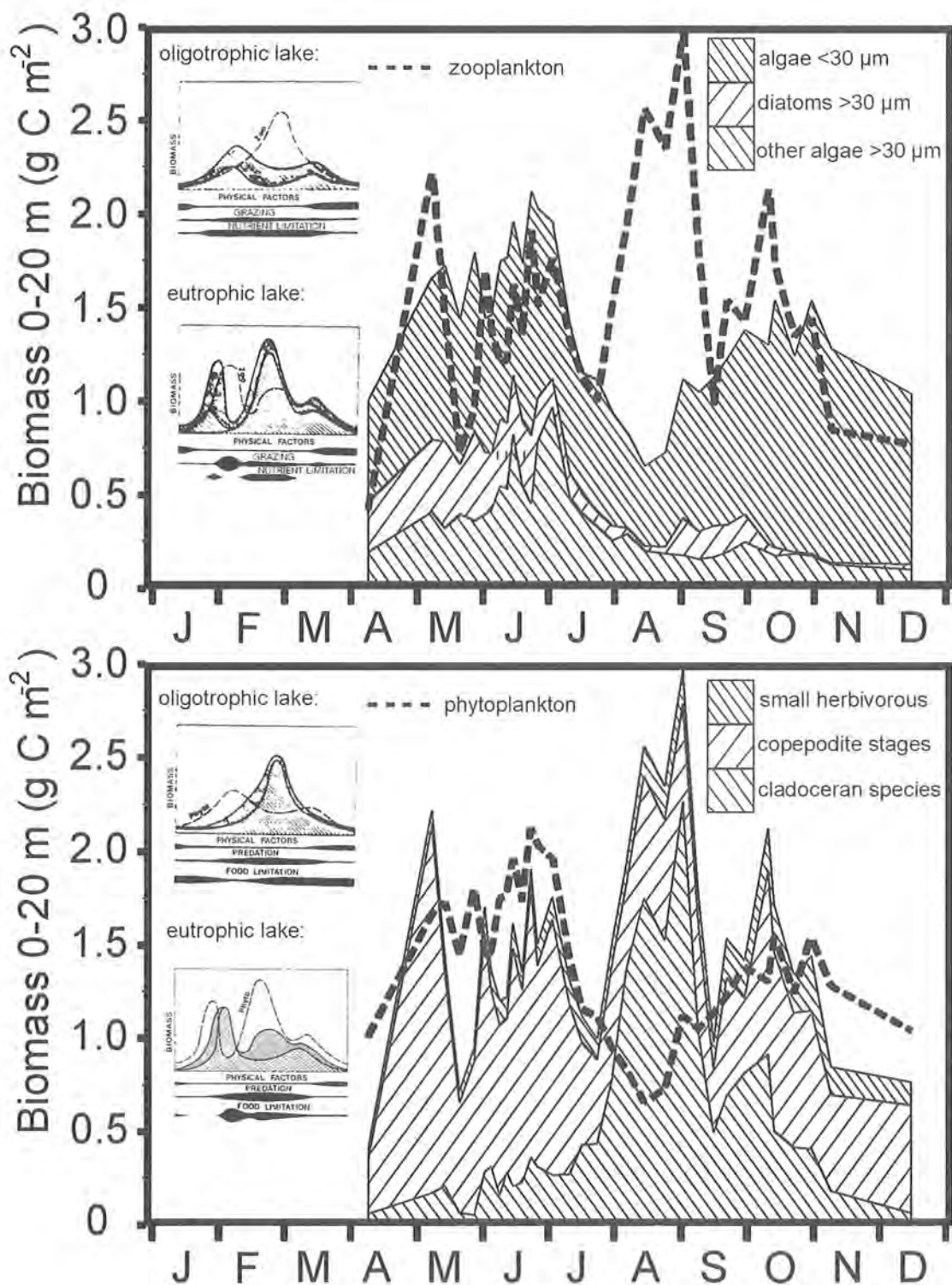


Abb. 63: Die Saisonalentwicklung von Phytoplankton (oben) und Zooplankton (unten) der oberen 20 m des Königssees: Die kleinen Fenster auf der linken Seite zeigen die idealisierte Entwicklung, jeweils für einen oligotrophen und einen eutrophen See nach dem PEG-Modell (aus SOMMER et al., 1986). Das Phytoplankton wurde in Zellen mit Maximalabmaßen <30 μm sowie in Diatomeen und andere Algen >30 μm unterteilt. Die Gruppe der kleinen Herbivoren umfaßt Ciliaten, Rotatorien und Naupliuslarven, die Gruppe der großen herbivoren Zooplankter wurde für den Königssee, anders als in der Originaluntersuchung von SOMMER et al. (1986) nach Copepoden und Cladoceren differenziert.

Gegen Ende des Klarwasserstadiums wird das herbivore Zooplankton zunehmend Futter-limitiert, das Körpergewicht pro Längeneinheit und die Fekundität gehen zurück, Populationsdichte und Biomasse nehmen ab. Dieser Trend wird durch steigenden Fischfraßdruck verstärkt, der außerdem eine Verschiebung zu kleineren Individuen und Arten der überlebenden Crustaceen bewirken kann. Die während des Klarwasserstadiums zunehmende Futterlimitation des herbivoren Zooplanktons ist wiederum am ausgeprägtesten in meso- und eutrophen Seen, wohingegen die Abnahme in oligotrophen Seen eher graduell und bis in den Sommer hinein verzögert ist.

- C) PEG-Modell Phasen 8–16 (Sommerplankton): Reduzierter Fraßdruck des herbivoren Zooplanktons und nicht mehr limitierende Nährstoff-Konzentrationen sind die Bedingungen unter denen die Sommerentwicklung des Phytoplanktons beginnt. Die Zusammensetzung der Phytoplanktongesellschaft wird komplex, sowohl bezüglich der Artenvielfalt als auch der funktionellen Aufteilung und dem parallelen Bestehen von kleinen, gut freißbaren und großen, nahezu nicht freißbaren oder nur für Spezialisten verwertbaren Phytoplanktonpopulationen. Während letztere in den meisten meso- bis eutrophen, tiefen und geschichteten Seen höhere Anteile erreichen, ist der Anteil kleiner Algen in oligotrophen Seen ähnlich hoch wie im Frühjahr. Insgesamt ist für nährstoffarme Gewässer wie auch für solche mit geringer oder fehlender Stratifikation die Ausbildung einer Sommerdepression des Phytoplanktons typischer als ein sommerliches Maximum.

Die sommerliche Sukzession startet meist parallel mit freißbaren Cryptophyceen und koloniebildenden, nicht freißbaren Chlorophyceen. Diese beiden Gruppen zehren den Phosphor-Vorrat bis an die Nachweisgrenze reaktiven Phosphats auf. Diese Cryptophyceen-Chlorophyceen-Phase fehlt meist in oligotrophen Seen, in Seen ohne vorausgegangener Phosphor-Freisetzung (Grazing) und in Seen, die zu dieser Zeit bereits stickstofflimitiert sind. Von dieser Zeit an ist die Algengesellschaft als nährstofflimitiert anzusehen und eine explosive Vermehrung kleiner freißbarer Algen nicht mehr zu erwarten.

Der Fraßdruck der – selbst durch den Fraßdruck der Fische kontrollierten – Herbivoren steht im Gleichgewicht mit dem nährstofflimitierten Wachstum des freißbaren Phytoplanktons. Die Konkurrenz um den verfügbaren gelösten Phosphor-Vorrat führt zu einer Ablösung der Grünalgen durch große Diatomeen. Das Auftreten einer sommerlichen Diatomeenblüte hängt u.a. davon ab, wie weit der Siliciumvorrat während der Frühjahrsblüte entleert wurde und fehlt häufig in sehr windgeschützten Seen. Große Diatomeen wie **Synedra**, **Asterionella**, **Fragilaria** und **Diatoma** können ihren Selektionsvorteil bei hohen Si:P Verhältnissen nur dann wahrnehmen, wenn sie durch turbulente Wasserbewegung in der euphotischen Zone gehalten werden.

Bei einsetzender Siliciumverarmung werden die

großen Diatomeen zunehmend von großen Dinoflagellaten und/oder Cyanophyceen abgelöst. Mit zunehmender Stickstoffverarmung kann eine Verschiebung hin zu stickstofffixierenden Cyanophyceen erfolgen. Der Vorteil dieser Arten kommt meist nur dann zum Tragen, wenn sie vorher in der Lage waren, interne Phosphor-Vorräte anzulegen. Blüten von stickstofffixierenden Cyanophyceen sind also untypisch für oligotrophe Gewässer. Dinoflagellaten sind ein typischer Sommerbestandteil von nährstoffreichen Seen und von Seen mit sommerlichem Plankton-Maximum. In Abwesenheit der schnellerwüchsigen Diatomeen, gegen die sich Dinoflagellaten und Cyanophyceen nicht durchzusetzen vermögen, kommt ihr Selektionsvorteil zum Tragen: die hohe Fraßresistenz infolge ihrer Größe und ihre Mobilität, die sowohl vor Sedimentationsverlusten schützt als auch die Ausnutzung vertikaler Gradienten von Licht und Nährstoffen ermöglicht.

Große herbivore Crustaceen werden im Sommer durch kleinere Arten und Rotatorien abgelöst. Letztere unterliegen einem geringeren selektiven Fraßdruck durch Fische und ihre Organe der Nahrungsaufnahme sind weniger empfindlich gegen Wechselwirkungen mit nicht freißbaren Algen. Infolgedessen ist ihre Mortalität geringer und ihre Fekundität höher als die größerer Arten. Die kleinen herbivoren Zooplankter koexistieren im Sommer unter den Bedingungen gleichbleibenden Fischfraßdrucks und einer hohen Anzahl von Nahrungsnischen infolge der hohen Diversität der Phytoplanktongesellschaft. Diese Verschiebung von großen zu kleinen herbivoren Zooplankton ist in eutrophen Gewässern besonders ausgeprägt. Sie fehlt in solchen oligotrophen Seen, deren Sommerplankton wenige oder keine großen, weitgehend nicht freißbaren Algen umfaßt. Die sommerliche Abundanz und Biomasse herbivorer Zooplankter sind in eutrophen Seen gleich hoch oder höher wie die Frühjahrswerte, wohingegen in nährstofflimitierten Gewässern deutlich niedrigere Werte als im Frühjahr erreicht werden und in oligotrophen Seen das Sommermaximum herbivorer Zooplankter dem hier fehlenden Frühjahrsmaximum in nährstoffreicheren Seen entspricht. Populationsdichte und Artenzusammensetzung des Zooplanktons sind im Sommer starken Fluktuationen unterworfen, die Artenzusammensetzung wird auch von der Temperatur beeinflusst.

- D) PEG-Modell Phasen 17–24 (Herbst- und Winterplankton): Die Sommerentwicklung der Planktongesellschaft wird von Faktoren beendet, die mit den Änderungen der abiotischen Bedingungen einhergehen: steigende Durchmischungstiefe (mit daraus folgender Erhöhung der Nährstoff-Konzentrationen) und einer Verschlechterung des Lichtklimas. Nach einem geringen Rückgang der Algen-Biomasse entwickelt sich im Herbst eine an die zunehmende Durchmischungstiefe angepaßte Algengesellschaft aus großen einzelligen oder filamentösen Algen, wobei Diatomeen wieder eine zunehmende Bedeutung erlangen. Der vorwiegend aus nicht freißba-



ren Algen bestehenden Gesellschaft ist ein variabler Anteil kleiner gut freißbarer Algen beigemischt. Ein solches herbstliches Nebenmaximum der Algen-Biomasse oder ein Fortbestehen der hohen Sommerwerte ist wiederum eher für eutrophe Seen charakteristisch und in oligotrophen Seen nur gelegentlich zu finden. Die Nutzung wieder freigesetzter Algen-nährstoffe wird durch das sich verschlechternde Lichtklima und eventuelle frühe Eisbildung begrenzt. Die Zusammensetzung der Algengesellschaft in Verbindung mit dem zurückgehenden Fischfraßdruck ermöglichen in einigen Fällen ein herbstliches Maximum herbivorer Zooplankter, wobei auch größere Arten eine 2–10fache Steigerung erfahren können. Die infolge des sich verschlechternden Lichtklimas zurückgehende Primärproduktion zusammen mit erhöhten Verlusten des Phytoplanktons bewirken eine Abnahme der Phytoplankton-Biomasse auf das winterliche Minimum. Ein winterliches Algenwachstum fehlt in den meisten Seen, in denen die Durchmischungstiefe die euphotische Tiefe bei weitem übertrifft oder in solchen, die von einer dicken Eisschicht bedeckt sind.

Das nunmehr schlechte Nahrungsangebot zusammen mit zurückgehenden Temperaturen bewirkt eine reduzierte Fekundität und eine rückläufige Biomasse herbivorer Zooplankter. Der Rückgang erfolgt in eutrophen Seen schneller und prägnanter als in nährstoffarmen Gewässern. Während des herbstlichen Rückgangs der herbivoren Biomasse oder bereits früher produzieren die Crustaceen Dauerstadien oder gehen in Diapause. In einigen Fällen wird das winterliche Plankton von Arten gebildet, die nun ihre Diapause beenden, in den meisten Fällen aber bleibt ein geringer Teil der herbstlichen Population bestehen.

#### 4.2.1.1 Frühjahrsblüte im Königssee

Der Frühjahrsblüte entsprechen im Königssee die Phasen I und II, wobei der Begriff Frühjahrsblüte hier ein Sukzessionsstadium, keine Jahreszeit beschreibt. In diesem Zeitraum verdoppelt sich die Phytoplankton-Biomasse von  $1 \text{ g C m}^{-2}$  Anfang April auf den Maximalwert von  $2 \text{ g C m}^{-2}$  Ende Juni und geht bis Ende Juli wieder auf den Ausgangswert zurück (Abnahme von Phase II zu Phase III hochsignifikant; vgl. Abb. 63). Das von Mitte Juni bis Mitte Juli im Tiefenbereich 4–12 m vorliegende Minimum der elektrischen Leitfähigkeit deutet auf ein Maximum der Primärproduktion in diesem Bereich hin. Kleine zentrische Diatomeen (**Stephanodiscus**), aber auch größere Kieselalgen (**Synedra ssp.**) bilden einen wesentlichen Bestandteil des Phytoplanktons dieser Zeit. Kleine Cryptophyceen sind eher von untergeordneter Bedeutung. Auch in den Jahren 1978–1980 trat jeweils ein von Diatomeen dominiertes Jahresmaximum der Phytoplankton-Biomasse in der Zeit zwischen April und Juli auf (SIEBECK, 1985). Algenzellen mit Maximaldurchmessern von 5–10  $\mu\text{m}$  (z.B. **Stephanodiscus cf. hantzschii**) haben von Mai bis Juli – mit 20 % der Phytoplankton-Biomasse – einen

doppelt so hohen Anteil wie in der Zeit von August bis Dezember. Die Biomasse der Algen  $<10 \mu\text{m}$  (incl. APP) beträgt in den Phasen I und II ein Drittel, in der Folgezeit aber nurmehr ein Viertel der autotrophen Biomasse. Betrachtet man die Gesamtheit gut freißbarer Algen ( $<30 \mu\text{m}$ ) so bleibt die Präferenz kleiner Algen für die Phasen I und II nicht bestehen: Der Anteil von Phytoplankton  $<30 \mu\text{m}$  beträgt in der Zeit von April bis Juli durchschnittlich die Hälfte der Phytoplankton-Biomasse und steigt in der darauf folgenden Zeit kontinuierlich auf bis zu 88 % in Phase V. Dieser Anstieg wird in erster Linie durch die in dieser Zeit erfolgende Zunahme der in die Größengruppe 20–30  $\mu\text{m}$  fallenden **Cyclotella bodanica** getragen. Die Absolutwerte der Biomasse (Algen  $<30 \mu\text{m}$ ) sind in den Phasen IV und V nur sehr geringfügig höher als in den Phasen I und II ( $1.0 \text{ g C m}^{-2}$  vs.  $0.8\text{--}0.9 \text{ g C m}^{-2}$ ). Ein ganzjährig hoher Anteil kleiner Algen ( $<30 \mu\text{m}$ ) ist typisch für einen nährstoffarmen See, in dem Algen mit einem hohen Oberflächen-Volumenverhältnis im Vorteil sind.

Koloniebildende Chrysophyceen (**Uroglena americana** sowie verschiedene **Dinobryon**-Arten) und andere Algen  $>30 \mu\text{m}$  bilden in den Phasen I und II ein Drittel bis maximal die Hälfte des Phytoplanktons. Der Anteil dieser Gruppe nimmt in der Folgezeit bis auf 10 % in Phase V ab. Es ist auffällig, daß der Anteil und die absolute Biomasse großer Algen ( $>30 \mu\text{m}$ ) zu einer Zeit als die Nitratstickstoff-Konzentrationen in den obersten 20 m ein Minimum erreicht haben (Ende Juli) stark zurückgehen (die Phosphatkonzentration liegt ohnehin die ganze Zeit an der Nachweisgrenze). Der vergleichsweise hohe Anteil großer koloniebildender Chrysophyceen im Frühjahrsplankton des Königssees wird auch von SIEBECK (1985) für die Jahre 1979 und 1980 beschrieben, ist also eine für den Königssee typische Erscheinung. **U. americana** bildete hier Maxima im Mai 1979, bzw. Juli/August 1980 und folgte meist direkt auf Maxima der verschiedenen **Dinobryon**-Arten. SIEBECK (1985) erklärt das Auftreten von **U. americana** damit, daß diese Art in der Lage sei, sehr schnell auf Nährstoffschübe nach Hochwässern zu reagieren. Weitere Erklärungsmöglichkeiten wären zum einen in der potentiellen Mixotrophie vieler Chrysophyceen und zum anderen in der durch die Koloniegrößen von bis zu 1 mm bedingten Fraßresistenz zu sehen. Die Zooplankton-Biomasse (Rotatorien, Ciliaten und besonders cyclopide Copepoden) hat in den Phasen I und II mit  $1.7 \text{ g C m}^{-2}$  bzw.  $1.4 \text{ g C m}^{-2}$  bereits hohe Werte erreicht und die in dieser Zeit erreichten maximalen Gelegegrößen (Cladoceren und calanoide Copepoden) deuten auf eine hohe Fraßintensität hin, so daß Fraßschutz einen Selektionsvorteil darstellen kann.

#### 4.2.1.2 Zusammensetzung des herbivoren Zooplanktons

Als potentiell herbivore Organismen werden hier die auch im PEG-Model erwähnten Gruppen Cladoceren, calanoide und (mit Einschränkungen, s.u.) cyclopide Copepoden, deren Nauplien sowie Ciliaten und Rotatorien, zusammengefaßt.

Tab. 53: Zusammensetzung des herbivoren Zooplanktons (0–20 m), die prozentualen Biomasse-Anteile einzelner Gruppen; Für die Vegetationsperiode (Saison) und fünf Entwicklungsphasen sind jeweils zeitgewichtete Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung sowie Minimum-Maximum angegeben. Die p-Werte in den Spalten geben die Wahrscheinlichkeit für Übereinstimmung mit der nachfolgenden Phase (Wilcoxon-Test;  $p < 0.05$  = signifikanter und  $p < 0.01$  = hochsignifikanter Unterschied). Die p-Werte in der letzten Spalte geben die Wahrscheinlichkeit für die Übereinstimmung der prozentualen Anteile der jeweiligen Gruppe an der Biomasse und an der metabolischen Aktivität (Vgl. Tab. 54). Aufgeführt sind hier die im PEG-Modell (SOMMER et al., 1986) berücksichtigten Organismengruppen. Als kleine herbivore Organismen werden Ciliaten, Rotatorien und Nauplien zusammengefaßt. In den untersten drei Zeilen ist die flächenbezogene Biomassensumme der herbivoren Organismen ( $\text{mg C m}^{-2}$ ), auf die sich die Prozentangaben beziehen, angegeben.

Gruppe (% Biomasse)	Phase I 9.4.–21.5.	Phase II 28.5.–17.7.	Phase III 20.7.–9.9.	Phase IV 12.9.–14.10.	Phase V 23.10.–16.12	Saison 9.4.–16.12.
Ciliaten	3.6 $\pm$ 2.5 1.8– 8.6 $p(\text{I-II})=0.8557$	4.6 $\pm$ 1.3 2.2– 7.0 $p(\text{II-III})=0.2204$	3.8 $\pm$ 1.4 2.4– 7.1 $p(\text{III-IV})=0.2556$	4.7 $\pm$ 1.2 3.2– 5.9 $p(\text{IV-V})=0.5403$	4.3 $\pm$ 0.3 3.7– 4.9	4.2 $\pm$ 1.5 1.8– 8.6 $p(\text{B-M})=0.0001$
Rotatorien	0.9 $\pm$ 0.4 0.7– 1.9 $p(\text{I-II})=0.0091$	3.2 $\pm$ 1.0 1.8– 5.2 $p(\text{II-III})=0.0027$	1.8 $\pm$ 0.5 1.0– 2.5 $p(\text{III-IV})=0.4168$	2.0 $\pm$ 0.5 1.5– 2.9 $p(\text{IV-V})=0.9025$	1.4 $\pm$ 0.5 0.9– 2.1	1.9 $\pm$ 1.0 0.7– 5.2 $p(\text{B-M})=0.0001$
Nauplien	2.0 $\pm$ 1.7 0.8– 6.1 $p(\text{I-II})=0.0180$	0.7 $\pm$ 0.4 0.4– 1.8 $p(\text{II-III})=0.0015$	2.0 $\pm$ 0.9 1.1– 4.0 $p(\text{III-IV})=0.0058$	6.6 $\pm$ 1.0 6.0– 9.4 $p(\text{IV-V})=0.0373$	11.0 $\pm$ 1.6 8.7–14.5	4.5 $\pm$ 4.3 0.4–14.5 $p(\text{B-M})=0.2142$
<b>A. alpinus</b>	15.9 $\pm$ 3.2 10.2–18.2 $p(\text{I-II})=0.4306$	15.4 $\pm$ 4.4 5.6–20.4 $p(\text{II-III})=0.0015$	5.3 $\pm$ 3.4 1.2–11.8 $p(\text{III-IV})=0.0058$	0.7 $\pm$ 0.1 0.5– 0.9 $p(\text{IV-V})=0.0200$	0.06 $\pm$ 0.08 0.0– 0.2	7.6 $\pm$ 7.5 0.0–20.4 $p(\text{B-M})=0.1928$
<b>C. abyssorum</b>	67.9 $\pm$ 4.8 58.3–72.4 $p(\text{I-II})=0.0602$	57.4 $\pm$ 8.3 43.5–74.9 $p(\text{II-III})=0.0005$	24.6 $\pm$ 6.5 16.4–36.0 $p(\text{III-IV})=0.0348$	39.1 $\pm$ 8.5 27.6–55.4 $p(\text{IV-V})=0.0662$	67.4 $\pm$ 10.5 51.2–75.8	52.5 $\pm$ 18.9 16.4–75.8 $p(\text{B-M})=0.0009$
<b>C. quadrangula</b>	2.8 $\pm$ 0.6 1.6– 3.3 $p(\text{I-II})=0.1296$	5.6 $\pm$ 4.1 0.7–15.1 $p(\text{II-III})=0.0099$	16.1 $\pm$ 6.9 3.9–25.5 $p(\text{III-IV})=0.0058$	1.2 $\pm$ 1.1 0.0– 2.7 $p(\text{IV-V})=0.1706$	0.04 $\pm$ 0.03 0.0–0.07	5.3 $\pm$ 7.0 0.0–25.5 $p(\text{B-M})=0.8403$
<b>B. longispina</b>	6.7 $\pm$ 3.2 4.4–11.9 $p(\text{I-II})=0.2029$	11.7 $\pm$ 4.6 4.9–20.2 $p(\text{II-III})=0.0005$	30.8 $\pm$ 7.5 22.3–43.6 $p(\text{III-IV})=0.2556$	20.8 $\pm$ 8.0 11.4–30.6 $p(\text{IV-V})=0.3913$	11.5 $\pm$ 6.0 6.8–22.4	15.9 $\pm$ 10.5 4.4–43.6 $p(\text{B-M})=0.1951$
<b>D. hyalina</b>	0.1 $\pm$ 0.09 0.0– 0.3 $p(\text{I-II})=0.0044$	1.4 $\pm$ 0.9 0.4– 3.1 $p(\text{II-III})=0.0005$	15.6 $\pm$ 8.1 5.5–29.1 $p(\text{III-IV})=0.1939$	25.0 $\pm$ 6.8 13.6–31.6 $p(\text{IV-V})=0.0200$	4.4 $\pm$ 4.1 1.5–13.0	8.1 $\pm$ 10.0 0.0–31.6 $p(\text{B-M})=0.4684$
Summe der „kleinen Herbivoren“	6.6 $\pm$ 4.2 3.9–15.7 $p(\text{I-II})=0.7618$	8.7 $\pm$ 2.1 4.5–12.7 $p(\text{II-III})=0.2908$	7.8 $\pm$ 1.8 6.1–11.5 $p(\text{III-IV})=0.0058$	13.6 $\pm$ 1.5 11.6–15.2 $p(\text{IV-V})=0.0200$	16.7 $\pm$ 1.7 15.7–20.7	10.7 $\pm$ 4.7 3.9–20.7 $p(\text{B-M})=0.0001$
Summe der Cladoceren	9.7 $\pm$ 2.9 7.8–14.5 $p(\text{I-II})=0.0602$	18.7 $\pm$ 8.4 6.0–38.4 $p(\text{II-III})=0.0005$	62.5 $\pm$ 10.4 43.7–76.4 $p(\text{III-IV})=0.0348$	47.0 $\pm$ 7.8 29.4–57.5 $p(\text{IV-V})=0.0373$	15.9 $\pm$ 9.6 8.3–30.8	29.3 $\pm$ 22.0 6.0–76.4 $p(\text{B-M})=0.3107$
Biomasse- summe ( $\text{mg C m}^{-2}$ )	1651 $\pm$ 740 421–2218 $p(\text{I-II})=0.5853$	1396 $\pm$ 293 949–1907 $p(\text{II-III})=0.0384$	2060 $\pm$ 616 997–2967 $p(\text{III-IV})=0.1939$	1597 $\pm$ 422 979–2124 $p(\text{IV-V})=0.1113$	944 $\pm$ 275 765–1440	1500 $\pm$ 625 421–2967

Besonders die Ciliaten und Rotatorien umfassen hierbei auch Arten anderer Ernährungsweise. Der Anteil räuberischer Arten ist im Königssee allerdings außerordentlich gering. Es wird angenommen, daß der Anteil räuberischer Arten und damit auch der potentielle Fehler in allen Gruppen gleich groß ist (vgl. GAEDKE, 1992 a & 1993).

Die herbivoren Organismen stellen im eutrophen Hallwilersee 44 % und 24–32 % im (mesotrophen) Vierwaldstättersee und (hocheutrophen) Greifensee der Gesamtbiomasse der planktischen Organismen (BÜRGI et al. (1985). Das herbivore Zooplankton verursacht durch Grazingaktivität regelmäßig im Mai-Juni Zusammenbrüche der Phytoplankton-Biomasse (einmal jährlich im mesotrophen und mehrmals in eutrophen Gewässern), die mit einem Anstieg der herbivoren Biomasse und der Sichttiefe einhergehen (BÜRGI et al., 1985). Im Königssee liegt der durchschnittliche Anteil der Herbivoren an der Gesamtbiomasse bei etwa 20 % und eine Übernut-

zung der Algen-Biomasse dürfte maximal einmal jährlich vorkommen.

Die Sukzession der potentiell herbivoren Zooplankter im Frühjahr (vgl. Abb. 64 und 65; Tab. 53–55) stimmt in wesentlichen Punkten mit den Erwartungen des PEG-Modells überein. Dies gilt besonders, wenn man berücksichtigt, daß das PEG-Modell keine eindeutigen Aussagen über die Stellung der Copepoden in der Sukzession der herbivoren Zooplankter macht.

Der dominierende Copepode des Königssees, **Cyclops abyssorum** (Copepodite und Adulte dieser Art bilden im Durchschnitt 53 % der Biomasse herbivorer Zooplankter), wird von WHITEHOUSE & LEWIS (1973) als omnivore Art bezeichnet. FRYER (1957) beschreibt die nahe verwandte, wenn nicht synonyme Art **C. strenuus abyssorum** als vorwiegend (80 %) carnivore Art, mit einer deutlichen Nahrungspräferenz (60 %) für **Eudiaptomus** und ähnliche calanoide Copepoden. Besonders



für die höheren und größeren Copepoditstadien von **C. abyssorum** darf also nur eine geringe, eher indirekte, Abhängigkeit von der Frühjahrsblüte kleiner, gut freßbarer Algen erwartet werden (in Abb. 64 und 65 ist daher die Zusammensetzung der herbivoren Organismen einmal mit und einmal ohne die Copepodit- und Adultstadien von **C. abyssorum** dargestellt).

Das Vorkommen der calanoiden Copepodenart, **Arctodiaptomus alpinus** (Copepodite und Adulte dieser Art bilden im Durchschnitt 8 % der Biomasse herbivorer Zooplankter), ist weitgehend auf das Frühjahr beschränkt, in den Phasen I und II stellte diese herbivore Art jeweils 15 % der Biomasse herbivorer Organismen. In den späteren Phasen, wenn der Cladocerenanteil stark zunimmt, wird diese Art nahezu vollständig aus dem Plankton verdrängt werden. Nach den Untersuchungen von SIEBECK (1985) fiel das Maximum von **A. alpinus** in den Jahren 1978 und 1979 ebenfalls in die Zeit zwischen April und Juli und war 1980 bis in den September ausgedehnt.

Die Cladoceren sind im Frühjahr durch die kleinen Arten, **Ceriodaphnia quadrangula** und besonders **Bosmina longispina**, vertreten. Die größere Art **Daphnia hyalina** tritt schwerpunktmäßig erst später in Erscheinung. Der durchschnittliche Biomasseanteil der Cladoceren an den herbivoren Zooplanktern verdoppelt sich zwar von Phase I zu Phase II, der maximale Anstieg der absoluten Biomasse dieser Gruppe erfolgt aber erst beim Übergang zu Phase III (im Ggs. zur Frühjahrsentwicklung ist diese Änderung dann signifikant). Auch in den Jahren 1978–1980 war im Frühjahr unter den Cladoceren vor allem **B. longispina** und zum geringen Teil **C. quadrangula** abundant, wohingegen **D. hyalina**

weitgehend auf den Sommer und Herbst beschränkt ist (SIEBECK, 1985). Die durchschnittliche Gelegegröße, ein Maß der Fekundität, aller drei Cladocerenarten erreicht ihr Maximum im Mai und ist bald danach rückläufig, wobei minimale Werte ab August zu verzeichnen sind.

Die Ciliaten, als kleinste herbivore Organismen, bilden 1992 im Königssee kein eindeutiges (Biomasse-) Frühjahrsmaximum aus. Diese Gruppe ist aber auch über den gesamten Untersuchungszeitraum durch eine sehr gleichförmige Biomasseentwicklung gekennzeichnet (keine signifikanten Unterschiede der Phasenmittelwerte der Biomasse oder prozentualen Anteile an der Biomasse herbivorer Organismen). Trotzdem liegt die Biomasse der Ciliaten während Phase I und II (42 bzw. 62 mg C m<sup>-2</sup>) höher als die der beiden andern kleinen herbivoren Gruppen zusammen (Rotatorien 13 mg C m<sup>-2</sup> bzw. 43 mg C m<sup>-2</sup> und Nauplien 25 bzw. 10 mg C m<sup>-2</sup>).

Innerhalb der Gruppe kleiner herbivorer Organismen (Ciliaten, Rotatorien und Nauplien) bilden die Ciliaten die erste Stufe der Sukzession. Bereits in Phase II erreichen die nächstgrößeren Herbivoren, die Rotatorien, ihr Jahresmaximum. Die Zunahme von Phase I zu Phase II und auch die Abnahme von Phase II auf Phase III sowohl der Biomasse als auch des prozentualen Anteils der Rotatorien an den herbivoren Organismen ist signifikant. Zur Entfaltung gelangen gegen Ende Mai besonders die Gattungen **Polyarthra**, **Synchaeta** und **Keratella**. Trotzdem bleibt die Biomasse der Rotatorien hinter der Biomasse der Ciliaten und die Biomasse beider Gruppen zusammen weit hinter der der Cladoceren zurück.

Tab. 54: Zusammensetzung des herbivoren Zooplanktons (0–20 m), die prozentualen Anteile der metabolischen Aktivität einzelner Gruppen: Für die Vegetationsperiode (Saison) und fünf Entwicklungsphasen sind jeweils zeitgewichtete Mittelwerte ± Standardabweichung sowie Minimum-Maximum angegeben. Aufgeführt sind hier die im PEG-Modell (SOMMER et al., 1986) berücksichtigten Organismengruppen. Als kleine herbivore Organismen werden Ciliaten, Rotatorien und Nauplien zusammengefaßt.

Gruppe (% Aktivität)	Phase I 9.4.–21.5.	Phase II 28.5.–17.7.	Phase III 20.7.–9.9.	Phase IV 12.9.–14.10.	Phase V 23.10.–16.12	Saison 9.4.–16.12.
Ciliaten	17.2± 9.6 9.8–32.5	21.8± 4.9 11.3–29.7	18.1± 5.4 13.1–30.9	23.2± 4.7 17.5–29.0	20.5± 1.2 18.1–22.8	20.0± 6.0 9.8–32.5
Rotatorien	2.5± 1.0 1.7– 4.8	8.7± 2.3 5.3–14.4	4.8± 1.0 3.1– 6.1	5.3± 1.1 4.4– 7.3	3.6± 1.3 2.5– 5.5	5.0± 2.6 1.7–14.4
Nauplien	2.6± 1.8 0.9– 6.9	0.9± 0.5 0.5– 2.3	3.0± 1.5 1.7– 6.1	9.0± 1.5 7.8–13.2	14.3± 1.8 11.3–18.0	6.0± 5.5 0.5–18.5
<b>A. alpinus</b>	13.8± 3.8 7.3–16.7	11.4± 3.5 3.5–16.0	3.8± 2.4 1.0– 8.6	0.5±0.09 0.4– 0.7	0.04±0.05 0.0– 0.1	6.0± 5.2 0.0–16.7
<b>C. abyssorum</b>	54.8± 8.1 39.1–61.0	40.5± 7.9 26.0–54.7	17.6± 3.8 13.0–23.2	28.3± 8.1 18.8–41.5	50.1± 8.4 38.6–56.9	39.1±15.6 13.0–61.0
<b>C. quadrangula</b>	2.9± 0.8 1.5– 3.6	5.2± 3.5 0.6–12.6	15.8± 6.8 4.1–25.2	1.0± 1.0 0.0– 2.4	0.03±0.02 0.0–0.05	5.2± 6.8 0.0–25.2
<b>B. longispina</b>	5.9± 2.0 4.5– 9.6	10.2± 3.4 4.5–16.3	25.2± 7.0 17.0–37.0	15.0± 5.1 8.9–22.1	8.4± 3.9 5.3–15.3	12.7± 8.3 4.5–37.0
<b>D. hyalina</b>	0.1±0.09 0.0– 0.3	1.1± 0.7 0.3– 2.2	11.7± 6.1 4.2–21.7	17.6± 4.5 10.6–23.0	3.1± 3.2 0.9– 9.8	5.9± 7.2 0.0–23.0
Σ „kleiner Herbivorer“	22.3±10.9 14.1–41.1	31.5± 5.6 19.2–40.9	25.9± 6.9 19.7–39.0	37.6± 4.8 31.1–42.4	38.4± 2.0 36.9±41.6	31.1± 8.9 14.1–42.4
Summe der Cladoceren	9.0± 1.5 7.8–12.3	16.6± 6.4 5.4–29.5	52.6±10.5 33.1–65.6	33.7± 4.4 21.6–38.3	11.5± 6.7 6.2–22.4	23.8±18.0 5.4–65.6

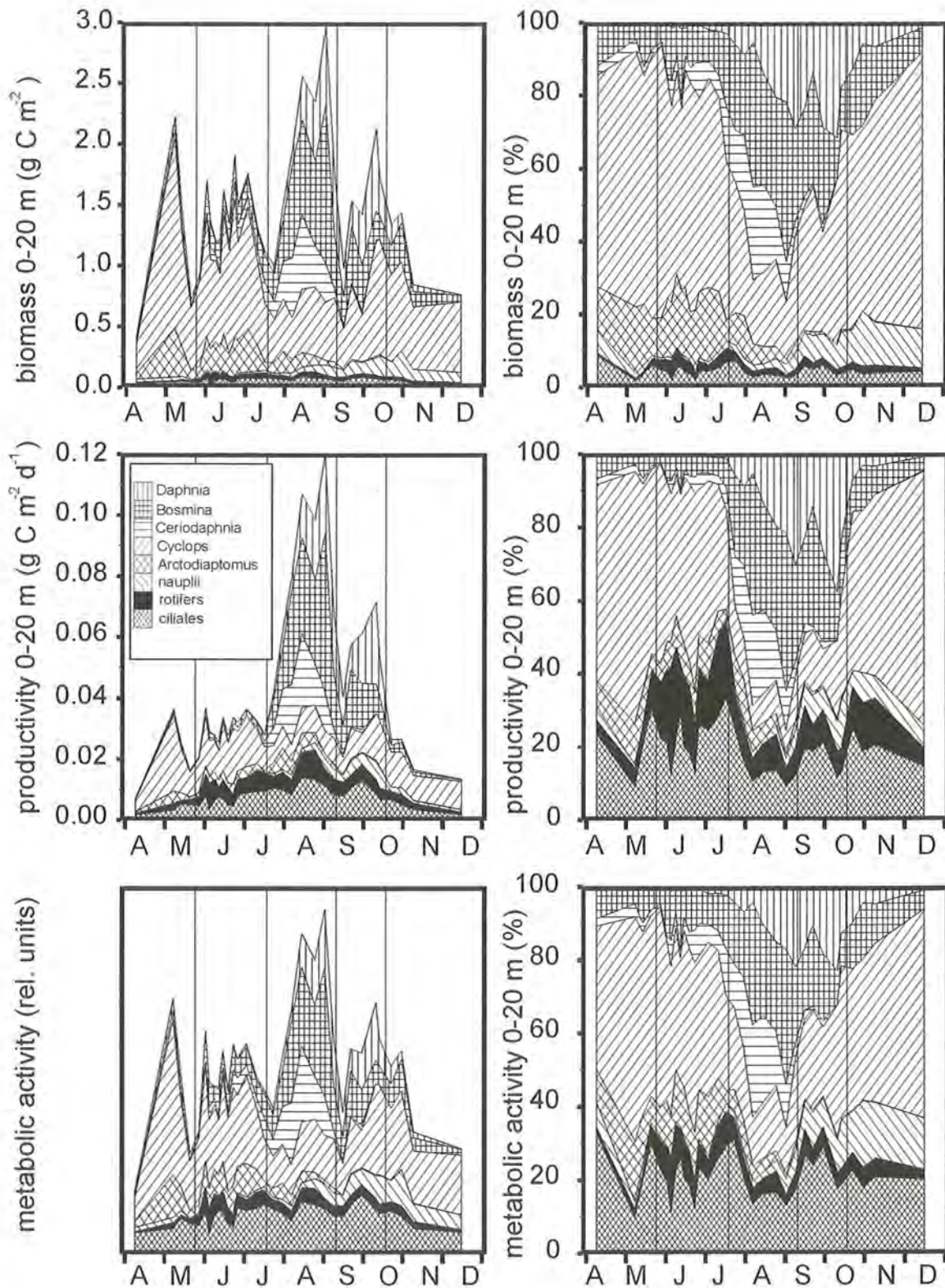


Abb. 64: Zusammensetzung des potentiell herbivoren Zooplanktons incl. *Cyclops abyssorum* (0–20 m): Biomasse (oben in  $\text{g C m}^{-2}$ ), Produktivität (mitte in  $\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) und metabolische Aktivität (unten in relativen Einheiten). Dargestellt sind in der linken Spalte jeweils Absolutwerte und in der rechten Spalte die prozentuale Zusammensetzung.



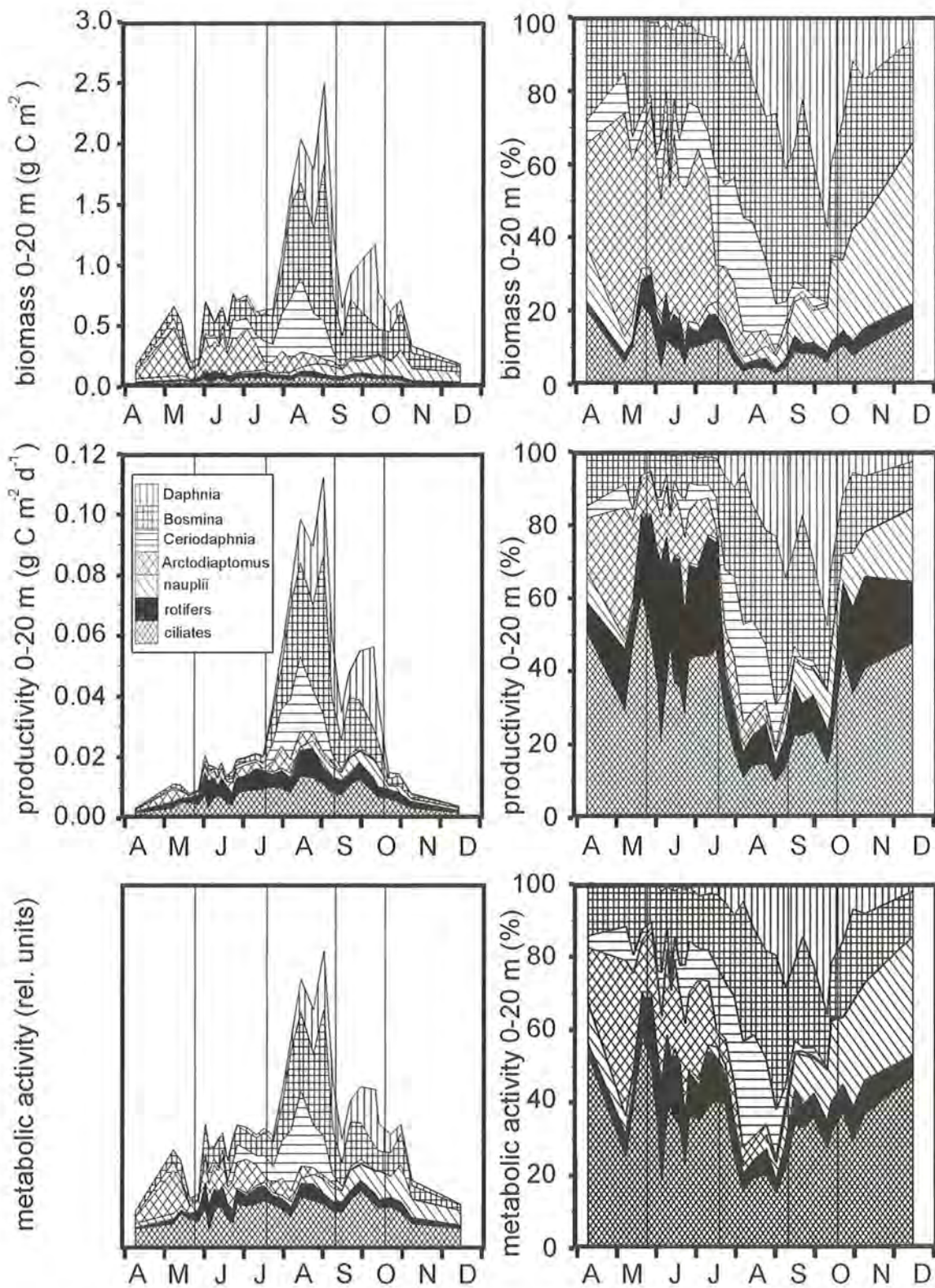


Abb. 65: Zusammensetzung des potentiell herbivoren Zooplanktons excl. *Cyclops abyssorum* (0-20 m): Biomasse (oben in  $\text{g C m}^{-2}$ ), Produktivität (mitte in  $\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) und metabolische Aktivität (unten in relativen Einheiten). Dargestellt sind in der linken Spalte jeweils Absolutwerte und in der rechten Spalte die prozentuale Zusammensetzung.

Bei *Arctodiaptomus alpinus* ist ein kontinuierlicher Rückgang der Gelegegröße von Mai bis Oktober zu beobachten und nur *Cyclops abyssorum* hat bis in den Oktober annähernd gleichmäßig hohe Gelegezahlen. Für diese omnivore Art darf während der gesamten Vegetationsperiode ein reichliches Nahrungsangebot angenommen werden.

Unter dem Aspekt der Biomasseverteilung innerhalb des herbivoren Zooplanktons ist der Anteil kleiner Organismen (Ciliaten, Rotatorien und Nauplien) durchgängig gering. Die dynamische Entwicklung der Biomassezusammensetzung ist im wesentlichen auf einen Übergang von den Copepoden-dominierten Phasen I und II zu den Cladoceren-dominierten Phasen III und IV beschränkt, Phase V kann dann wieder als Copepodenphase bezeichnet werden. Wird *Cyclops abyssorum* aus dieser Betrachtung herausgenommen, dann tritt die dominierende Rolle der Cladoceren im Sommer noch deutlicher hervor. Außerdem zeigt sich, daß im Frühjahr (Phase I+II) die calanoide Copepodenart ähnliche Biomasseanteile erreicht wie dann im Herbst/Winter die Naupliuslarven (besonders v. *C. abyssorum*).

Der Biomasseanteil der kleinen potentiell herbivoren Organismen (Ciliaten, Rotatorien und Nauplien) beträgt im Durchschnitt knapp 11 % der Biomasse herbivorer Organismen (incl. *Cyclops abyssorum*). Der Anteil steigt infolge der im Herbst auftreten maximalen Nauplien-Abundanz von Phase zu Phase und erreicht Ende Oktober einen Maximalwert von 20.4 %. Der durch-

schnittliche Anteil an der um die Copepodit- und Adultstadien von *C. abyssorum* verringerten herbivoren Zooplankton-Biomasse beträgt  $27.1 \pm 18.5$  % (Wertebereich 7.4–65.7 %).

Dieses Bild, eines zu mehr als drei Vierteln durch Cladoceren und Copepoden dominierten herbivoren Zooplanktons, wird relativiert, wenn anstelle der Biomasse Aktivitätsparameter betrachtet werden.

Vergleichend werden hier die über P/B-Verhältnisse berechneten Tagesproduktionswerte und die größenabhängigen metabolischen Aktivitäten betrachtet. Als metabolische Aktivität ( $M_i$ ) wird

$$M_i = c B_i w_i^{-b}$$

bezeichnet, wobei  $B_i$ =Individualgewicht (in  $\mu\text{g C Ind.}^{-1}$ ),  $b=0.25$  für Ciliaten, Rotatorien und Crustaceen, bzw.  $b=0.15$  für Phytoplankton und HNF (vgl. GAEDKE 1995). Die Konstante  $c$  hängt von der Art der jeweiligen metabolischen Aktivität (z.B. Respiration, Ingestion, Wachstum, etc.) und von der jeweiligen Organismengruppe (Homotherme, Heterotherme, Phagotrophe, Osmotrophe, etc.) ab und kann bis heute nur grob geschätzt werden (vgl. MOLONEY & FIELD, 1989). Der Wert von  $c$  wird hier vorläufig gleich eins gesetzt, es wird also angenommen, daß die hier behandelte Organismengruppe der herbivoren Plankter darin vergleichbar ist.

Da die in dieser Weise berechnete metabolische Aktivität eine dimensionslose Größe ist, werden die prozentualen Anteile der Organismengruppen an der Summe

Tab. 55: Zusammensetzung des herbivoren Zooplanktons (0–20 m), die prozentualen Produktivitäts-Anteile einzelner Gruppen: Für die Vegetationsperiode (Saison) und fünf Entwicklungsphasen sind jeweils zeitgewichtete Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung sowie Minimum-Maximum angegeben. Aufgeführt sind hier die im PEG-Modell (SOMMER et al., 1986) berücksichtigten Organismengruppen. Als kleine herbivore Organismen werden Ciliaten, Rotatorien und Nauplien zusammengefaßt. In den untersten drei Zeilen ist die flächenbezogene Tagesproduktionssumme der herbivoren Organismen ( $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ), auf die sich die Prozentangaben beziehen, angegeben.

Gruppe (% Produkt.)	Phase I 9.4.–21.5.	Phase II 28.5.–17.7.	Phase III 20.7.–9.9.	Phase IV 12.9.–14.10.	Phase V 23.10.–16.12	Saison 9.4.–16.12.
Ciliaten	15.5 $\pm$ 8.3 9.1–30.2	23.5 $\pm$ 5.9 12.4–33.3	14.0 $\pm$ 4.6 9.3–24.7	16.7 $\pm$ 4.1 11.7–21.2	17.4 $\pm$ 3.9 14.4–24.9	17.6 $\pm$ 6.5 9.1–33.3
Rotatorien	5.6 $\pm$ 2.1 3.8–10.4	18.4 $\pm$ 4.5 12.3–29.3	8.0 $\pm$ 1.9 4.7–10.0	8.4 $\pm$ 1.8 6.7–11.6	8.1 $\pm$ 3.6 5.2–13.1	9.9 $\pm$ 5.6 3.8–29.3
Nauplien	1.2 $\pm$ 1.1 0.4– 3.7	0.4 $\pm$ 0.2 0.2– 0.8	2.3 $\pm$ 1.0 1.3– 4.5	7.6 $\pm$ 1.9 5.9–12.9	6.1 $\pm$ 0.9 4.6– 8.1	3.3 $\pm$ 2.9 0.2–12.9
<b>A. alpinus</b>	9.4 $\pm$ 2.5 4.5–11.2	7.1 $\pm$ 2.3 2.2– 9.9	5.1 $\pm$ 3.3 1.2–11.5	0.7 $\pm$ 0.1 0.6– 1.0	0.03 $\pm$ 0.04 0.0– 0.1	4.5 $\pm$ 4.2 0.0–11.5
<b>C. abyssorum</b>	62.7 $\pm$ 7.8 50.7–68.0	42.2 $\pm$ 8.4 27.3–54.8	9.5 $\pm$ 2.6 6.4–13.6	17.0 $\pm$ 5.6 10.2–28.5	59.8 $\pm$ 11.9 43.5–69.5	40.1 $\pm$ 23.0 6.4–69.5
<b>C. quadrangula</b>	1.7 $\pm$ 0.5 0.7– 2.0	2.5 $\pm$ 1.7 0.3– 5.9	15.6 $\pm$ 6.6 4.1–24.9	1.1 $\pm$ 1.1 0.0– 2.6	0.02 $\pm$ 0.02 0.0–0.4	4.3 $\pm$ 6.7 0.0–24.9
<b>B. longispina</b>	3.8 $\pm$ 1.8 2.7– 6.8	5.3 $\pm$ 1.9 2.3– 9.3	30.1 $\pm$ 7.4 21.8–43.1	21.5 $\pm$ 7.0 13.5–32.7	6.2 $\pm$ 3.1 3.9–12.2	12.6 $\pm$ 11.6 2.3–43.1
<b>D. hyalina</b>	0.1 $\pm$ 0.1 0.0– 0.2	0.6 $\pm$ 0.4 0.2– 1.2	15.4 $\pm$ 8.4 5.4–30.2	26.9 $\pm$ 8.3 14.5–37.6	2.3 $\pm$ 2.1 0.8– 6.6	7.6 $\pm$ 10.8 0.0–37.6
$\Sigma$ „kleiner Herbivorer“	22.3 $\pm$ 9.7 15.1–41.0	42.2 $\pm$ 7.6 25.5–55.3	24.3 $\pm$ 5.8 16.8–36.3	32.7 $\pm$ 4.2 26.9–37.1	31.6 $\pm$ 7.1 25.7–40.7	30.8 $\pm$ 10.2 15.1–55.3
Cladoceren	5.6 $\pm$ 1.7 3.9– 8.4	8.4 $\pm$ 3.3 2.7–15.1	61.1 $\pm$ 10.4 41.6–75.6	49.5 $\pm$ 4.0 38.2–53.4	8.6 $\pm$ 4.8 4.8–15.7	24.5 $\pm$ 24.2 2.7–75.6
Summe ( $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ )	27.8 $\pm$ 11.1 7.3–36.1	30.3 $\pm$ 4.9 20.7–36.7	84.4 $\pm$ 25.4 41.9–119.9	58.9 $\pm$ 11.3 40.3–71.5	17.3 $\pm$ 5.7 13.3–26.4	41.9 $\pm$ 28.7 7.3–119.9



der metabolischen Aktivität der herbivoren Organismen mit den entsprechenden prozentualen Anteilen an der (über P/B-Verhältnisse berechneten) Tagesproduktion verglichen (vgl. Tab. 54 und 55 sowie Abb. 64 und 65). Beide Methoden, größenabhängige metabolische Aktivität und über P/B-Verhältnisse berechnete Produktion, liefern weitgehend übereinstimmende Ergebnisse. Die saisonalen Mittelwerte der prozentualen Anteile an der Summe der metabolischen Aktivität, bzw. der Summe der Produktivität der herbivoren Organismen wiesen nur in wenigen Fällen signifikante Unterschiede auf (Wilcoxon-Test). Die beiden Aktivitätsparameter ergaben nur für Rotatorien und Nauplien signifikant unterschiedliche saisonale Anteile ( $n=32$ ). Der prozentuale Anteil an der Produktion potentiell herbivorer Organismen (incl. **Cyclops abyssorum**) liegt für die Rotatorien mit 9.9 % hochsignifikant (Wilcoxon-Test,  $p=0.0001$ ) höher und für die Nauplien mit 3.3 % signifikant ( $p=0.0406$ ) niedriger als die jeweiligen Anteile an der metabolischen Aktivität (5.0 % bzw. 6.0 %, vgl. Tab. 54–55). Die Aktivität der Rotatorien wird bei beiden Methoden über Funktionen mit allometrischen Termen berechnet. In die Produktionsabschätzung (STEMBERGER & GILBERT, 1985 a) geht die Körpergröße mit einem Exponenten von 0.38, in die Abschätzung der metabolischen Aktivität (MOLONEY & FIELD, 1989) mit einem Exponenten von 0.25 ein, so daß sich im ersten Fall ein höherer Wert und höherer Anteil ergibt. Die Produktivität der Crustaceen wird bei den hier gemachten Abschätzungen über P/B-Verhältnisse berechnet. Diese Methode zeigt für die ausgewachsenen Tiere eine gute Übereinstimmung mit der allometrisch berechneten metabolischen Aktivität. Die kleinsten Crustaceen, die Juvenil- oder Nauplienstadien, erreichen bei der Berechnung der metabolischen Aktivität deutlich höhere Werte, ihre Aktivität wird entweder hier überschätzt oder bei der Berechnung nach P/B-Verhältnissen unterschätzt. Insgesamt deutet die hohe Übereinstimmung in den Ergebnissen der beiden Aktivitätsparameter darauf hin, daß die im Vergleich zur Produktionsberechnung über P/B-Verhältnisse weniger arbeitsaufwendige Berechnung metabolischer Aktivitäten, brauchbare Anhaltspunkte liefert. Auch GAEDKE (1993) fand hohe Korrelationen ( $r^2=0.82$ ;  $p\leq 0.0003$ ) für Produktionsschätzungen über metabolische Aktivitäten und direkte Produktionsmessungen. Im Vergleich zur Biomassezusammensetzung ergaben die Aktivitätsparameter folgende Unterschiede: Der durchschnittliche Anteil von **Cyclops abyssorum** an der metabolischen Aktivität, bzw. der Produktivität der herbivoren Organismen, lag mit jeweils etwa 40 % hochsignifikant niedriger als der Biomasseanteil dieser Art (50 %; vgl. Tab. 53 bis 55 sowie Abb. 64 und 65). Der Anteil der kleinen herbivoren Organismengruppen (Ciliaten, Rotatorien und Nauplien) an der metabolischen Aktivität, bzw. der Produktivität, war (mit je etwa 30 % incl. und 50–60 % excl. **C. abyssorum**) hochsignifikant größer als die Biomasseanteile derselben Gruppe (von 10 % incl. und 30 % excl. **C. abyssorum**). Besonders die Zusammenstellung der herbivoren Organismen, exclusive **Cyclops abyssorum**, also die Annahme einer überwiegend räuberischen Ernährung die-

ser Art, ergibt ein gegenüber der Biomassezusammensetzung verändertes Bild (vgl. Tab. 53 bis 55 sowie Abb. 64 und 65): Im Frühjahr (Phase II, in geringerem Maße auch die Phasen I) und im Winter (Phase V) wird die Gruppe der herbivoren Organismen durch hohe Aktivitäten ihrer kleinen und kleinsten Vertreter dominiert. Ciliaten und Rotatorien stellen in Phase II gemeinsam 72 % der herbivoren Produktion, ihr Anteil in Phase I beträgt bereits 54 % und in Phase V werden noch einmal 64 % erreicht. Der Anteil der Nauplien ist in der ersten Zeit gering, steigt aber stetig an, so daß in Phase V die kleinen herbivoren Organismen gemeinsam 80 % der Produktion der Herbivoren bestreiten. Im Sommer (Phase III und IV) wird die Zusammensetzung der herbivoren Organismen dagegen, wie bereits bei der Biomassezusammensetzung, deutlich von den großen Organismen, den Cladoceren, dominiert. Diese stellen hier 50–80 % der Produktion der Herbivoren, wohingegen außerhalb dieser Zeit auch an einzelnen Meßtagen 30 % nie erreicht werden. Die prozentuale Verteilung der metabolischen Aktivitäten zeigt, etwas weniger deutlich, denselben Trend.

Wird **C. abyssorum** nun wieder in die Betrachtung der Herbivoren einbezogen, also eine herbivore Ernährungsweise dieser Art angenommen, dann bleibt die produktionsbezogene Dominanz der Cladoceren im Sommer bestehen (61 % in Phase III und 50 % in Phase IV; vgl. Tab. 54 und 55 sowie Abb. 64 und 65). Die Produktionsverhältnisse (prozentuale Verteilung) in der restlichen Zeit nähern sich der Biomasseverteilung. Allerdings sind nun, wie bereits eingangs erwähnt, die prozentualen Anteile der kleinen herbivoren Organismen, besonders der Ciliaten und Rotatorien, auf Kosten der cyclopiden Copepoden signifikant erhöht. Im zeitigen Frühjahr (Phase I) werden 63 % und im späten Herbst/beginnenden Winter (Phase V) 60 % der Produktion herbivorer Organismen von **C. abyssorum** bestritten. Im Frühjahr (Phase II) liegt ein Gleichgewicht der Produktionsanteile von **C. abyssorum** und kleinen Herbivoren vor (je 42 %). Von einem Frühjahrsmaximum der kleinen herbivoren Organismen kann insofern gesprochen werden, als der Anteil der Ciliaten und Rotatorien (in Phase II ist der Anteil der Nauplien minimal) in Phase II signifikant (gegen Phase I und V) bis hochsignifikant (gegen Phase III und IV) größer als in allen anderen Phasen ist. Zu betonen ist hierbei jedoch, daß ein Frühjahrsmaximum der Ciliaten und Rotatorien nur bezüglich ihres prozentualen Anteils an der Produktion und metabolischen Aktivität der herbivoren Organismen stattfindet. Maxima der Absolutwerte der Produktivität dieser Gruppen werden im Sommer erreicht. Im Gegensatz hierzu bilden die Ciliaten im Bodensee im Frühjahr auch ein absolutes Biomasse-Maximum (MÜLLER et al., 1991), vom Ende des Winters bis in die Klarwasserphase üben Ciliaten mit 50–90 % den stärksten Fraßdruck auf das Phytoplankton aus (STRAILE, 1994; GAEDKE & STRAILE, 1994). In der Klarwasserphase und im Frühsommer werden die Ciliaten zunächst von Rotatorien, später von herbivoren Cladoceren zunehmend verdrängt, wobei letztere im Frühsommer des Jahres 1987, nicht jedoch in allen Folgejahren, eindeutig dominant sind (STRAILE, 1994; GAEDKE & STRAILE, 1994).

Die herbivoren Organismen wurden besonders in der kalten Jahreszeit bezüglich der Biomasse und der Produktivität durch Copepoden dominiert. Während der Hauptstagnationsphase und während der fortgesetzten Erosion der Thermokline dominierten Cladoceren, Ciliaten und Rotatorien waren allgemein von geringerer Bedeutung. Diese beiden Gruppen stellten zusammen meist weniger als ein Viertel der herbivoren Produktion und weniger als ein Zehntel der herbivoren Biomasse. Während des Übergangs von Copepoden- zu Cladocerendominanz erreichten Rotatorien und Ciliaten zur Zeit der sich aufbauenden thermischen Schichtung einen maximalen Produktionsanteil von 42 %, bei einem Biomasseanteil von knapp 10 % der herbivoren Organismen.

#### 4.2.1.3 Übergang von der Frühjahrs- zur Sommerphase, das „Klarwasserstadium“ im Königssee

Dem Klarwasserstadium entspricht in etwa die Phase III. Im Königssee wird 1992 der Ende Juni einsetzende und bis Mitte August anhaltende Rückgang der Phytoplankton-Biomasse nicht von einer dramatischen Erhöhung der Sichttiefe begleitet (keine signifikanten Unterschiede der Phasenmittelwerte) (vgl. Abschn. 3.1.8 und 4.1.2, Tab. 42 sowie Abb. 9 und 10). Maximum und Minimum der Phytoplankton-Biomasse unterscheiden sich um den Faktor 3.5. Dieser Wert ist typisch für den Königssee: SIEBECK (1985) beschreibt für die Jahre 1978 und 1980 Unterschiede zwischen Maximum und Minimum um ca. den Faktor 2–4 und nur 1979 lag die Phytoplankton-Biomasse im April, infolge einer extremen *Uroglena*-Blüte, um den Faktor von 17 über der im September (vgl. Tab. 61).

Während das gesamte Phytoplankton von Phase II auf Phase III um 47 % abnimmt, beträgt die Abnahme der kleinen Algen nur 30 %, die der großen Algen aber 60 % und die der großen Diatomeen knapp 70 %. Die Biomasse des herbivoren Zooplanktons steigt von Phase II auf Phase III um 48 % und erreicht Anfang September einen Maximalwert von knapp  $3 \text{ g C m}^{-2}$  (am 2. September). Zu dieser Zeit hat das Phytoplankton sein Minimum ( $653 \text{ mg C m}^{-2}$  am 15. August incl. APP) bereits durchlaufen. Da gleichzeitig der Rückgang der Phytoplankter (ab 26. Juni) bereits einen Monat vor dem steilsten Anstieg der Cladoceren (ab 24. Juli) einsetzt und vor allem durch den Rückgang großer, schlecht freißbarer Formen verursacht wird, ist anzunehmen, daß der Rückgang des Phytoplanktons nicht allein auf den Fraßdruck der herbivoren Zooplankter sondern auch auf weitere Faktoren, etwa Nährstofflimitierung, zurückzuführen ist.

Die herbivore Gesellschaft ist während Phase III in erster Linie durch die Cladoceren geprägt (63 % der Biomasse, 53 % der metabolischen Aktivität und 50 % der Produktivität der herbivoren Zooplankter). Mitte August erreicht *Ceriodaphnia quadrangula* (mit  $0.6 \text{ g C m}^{-2}$  am 15. August) und Anfang September *Bosmina longi-*

*spina* ihr Maximum ( $1.3 \text{ g C m}^{-2}$  am 2. September). Gleichzeitig mit *B. longispina* bildet *Daphnia hyalina* ein erstes Maximum ( $0.7 \text{ g C m}^{-2}$  am 2. September) aus. Diese größte Cladocerenart ist 1992, wie z.B. auch häufig im Bodensee, durch ein zweigipfligen Jahresgang, mit einem zweiten Maximum in Phase IV ( $0.7 \text{ g C m}^{-2}$  am 11. Oktober) gekennzeichnet. Dieser Verlauf der Cladocerenentwicklung folgt einem für den Königssee typischen Muster, wenn auch die genaue Abfolge und die Proportionen der Biomasse der einzelnen Arten flexibel zu sein scheint: 1978 und 1980 (für 1979 liegen keine Sommerwerte vor) treten Cladocerenmaxima zwischen Anfang August und Mitte September auf. Die Biomassemaxima von *B. longispina* übertreffen auch in diesen Jahren die der anderen Gruppen und nur 1978 erreicht *D. hyalina* einen ähnlich hohen Wert (SIEBECK, 1985).

#### 4.2.1.4 Das Verhältnis Auto- und heterotropher Organismen

In diesem Abschnitt soll der Frage nachgegangen werden, inwieweit das autotrophe Plankton durch die herbivoren Organismen kontrolliert wird. Hierbei werden (die mit der Utermöhl-Methodik erfaßbaren) Algen ohne das APP als autotrophe Organismen aufgefaßt. Des weiteren werden Bakterien und die vorwiegend bakteriovoeren HNF aus der Betrachtung ausgeschlossen, weil die Berechnung metabolischer Aktivitäten für prokaryotische Organismen (wie APP und Bakterien) mit der beschriebenen Technik nicht möglich ist (GAEDKE, 1993 & 1995). Grazing-Kette und Detritus-Kette des Ökosystems werden so getrennt behandelt (STRAILE, 1994). Biomasse und metabolische Aktivität der autotrophen Organismen erreichen hohe Werte bereits in Phase I und haben Maximalwerte in Phase II. In Phase III durchläuft das Phytoplankton ein Minimum, um in Phase IV ein Nebenmaximum zu erreichen, das dann in Phase V bereits wieder im Abklingen ist (vgl. Tab. 56 und 57 sowie Abb. 66 und 67). Die Mittelwerte der Phase III sind hierbei signifikant niedriger als die aller anderen Phasen, die der Phase II signifikant höher als die aller anderen Phasen außer Phase I, in der bereits hohe Werte vorliegen.

Biomasse und metabolische Aktivität der herbivoren Organismen sind in Phase III maximal aber auch in den meisten anderen Phasen liegen vergleichsweise hohe Werte vor (vgl. Abschn. 2.1.2, Tab. 53 und 54 sowie Abb. 64 und 65). So sind nur die Werte der Phasen II und V signifikant niedriger als die der Phase III, die Mittelwerte der anderen Phasen sind nicht signifikant voneinander verschieden.

Während das Biomasseverhältnis von herbivoren Organismen (hier Ciliaten, Rotatorien, Copepoden und Cladoceren) zu autotrophen Organismen (hier Phytoplankton, ohne APP) im saisonalen Durchschnitt bei etwa 1:1 (1:0.8) liegt, ist das entsprechende Verhältnis der Produktivität und der metabolischen Aktivitäten um eine Größenordnung zugunsten der autotrophen Organismen verschoben (1:8.0, bzw. 1:10.7; vgl. Tab. 57). Wer-



den zusätzlich die Copepodit- und Adult-Stadien von **Cyclops abyssorum**, die im saisonalen Mittel etwa die Hälfte der herbivoren Biomasse bestreiten und für die eine überwiegend herbivore Ernährungsweise wenig wahrscheinlich erscheint (vgl. Abschn. 4.2.1.2), aus der Gruppe der herbivoren Organismen herausgenommen, dann verschiebt sich das Gleichgewicht weiter zu den autotrophen Organismen: Das Biomasseverhältnis von herbivoren zu autotrophen Organismen beträgt nun 1:1.5, das Verhältnis der Produktivität und der metabolischen Aktivitäten 1:11.0 und 1:16.9.

Auffällig hierbei ist, daß das Phytoplankton-Minimum und das Maximum der herbivoren Organismen beide in Phase III auftreten und, daß das prozentuale Verhältnis sowohl der Biomasse als auch der metabolischen Aktivität von autotrophen Organismen zu herbivoren Organismen außerhalb dieser Zeit äußerst stabil ist. Allerdings sind, wie bereits erwähnt, die steilste Abnahme des Phytoplanktons und die steilste Zunahme der herbivoren Organismen durch ein Zeitintervall von fast einem Monat getrennt.

Die Mittelwerte des prozentualen Anteils sowohl der herbivoren Biomasse als auch der Produktivität und der metabolischen Aktivität (mit und ohne **C. abyssorum**) der Phase III (n=7) sind signifikant (5 %-Niveau Wilco-

xon-Test) von den restlichen Phasen (n=25) und vom gesamten Untersuchungszeitraum (n=32) verschieden (vgl. Tab. 57). Die „restlichen Phasen“ (n=25; Phase I, II, IV und V) sind dagegen nicht vom gesamten Untersuchungszeitraum unterschieden. Die Variationskoeffizienten der prozentualen Produktivität und metabolischen Aktivität des gesamten Untersuchungszeitraums sind zumeist mindestens doppelt so hoch wie die des um Phase III verringerten Probensatzes.

Das Verhältnis der Produktivität und der metabolischen Aktivität von herbivoren zu autotrophen Organismen beträgt in Phase III 1:3.4 bzw. 1:6.5 (ohne **C. abyssorum**) in der restlichen Zeit hingegen 1:19.7 bzw. 1:23.0. Dieser Vergleich deutet eine durchgängige, während des Sommers lediglich etwas abgeschwächte, Dominanz der autotrophen Prozesse an, die demnach unabhängig von den herbivoren Organismen wären.

Das Verhältnis der Produktivität oder der metabolischen Aktivität der herbivoren zu den autotrophen Organismen berücksichtigt jedoch noch nicht die höheren metabolischen Kosten, die autotrophen Organismen beim Aufbau organischer Substanz aus anorganischen Bausteinen im Vergleich zu heterotrophen Organismen entstehen, welche organische Substanz in Form von Partikeln aufnehmen (MOLONEY & FIELD, 1989). Die

Tab. 56: Das Verhältnis von autotrophen und herbivoren Organismen: Absolute Biomasse ( $\text{mg C m}^{-2}$ ), Produktivität ( $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) und metabolische Aktivität (M nach GAEDKE, 1993; dimensionslos) sowie der prozentuale Anteil der Autotrophen an den der jeweiligen Summe von Auto- und Heterotrophen der drei Größen (pBiomasse, pProduktion, pMeAkt.). Aufgeführt sind hier die im PEG-Modell (SOMMER et al., 1986) berücksichtigten Organismengruppen (A = autotrophe Organismen ohne APP; H+ = herbivore Organismen mit *Cyclops abyssorum* und H- = Herbivore ohne *C. abyssorum*, H+ und H- ohne Bakterien und HNF). Für einzelne Entwicklungsphasen und die gesamte Saison (April bis Dezember) sind zeitgewichtete Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung sowie Maximum-Minimum angegeben.

Gruppe	Phase I 9.4.-21.5.	Phase II 28.5.-17.7.	Phase III 20.7.-9.9.	Phase IV 12.9.-14.10.	Phase V 23.10.-16.12	Saison 9.4.-16.12.
Biomasse A: ( $\text{mg C m}^{-2}$ )	1330 $\pm$ 218 838-1508	1476 $\pm$ 258 971-1815	780 $\pm$ 180 551-1018	1176 $\pm$ 89 1066-1392	943 $\pm$ 191 821-1268	1132 $\pm$ 326 551-1815
Biomasse H+: ( $\text{mg C m}^{-2}$ )	1651 $\pm$ 740 421-2218	1396 $\pm$ 293 949-1907	2060 $\pm$ 616 997-2967	1597 $\pm$ 422 979-2124	944 $\pm$ 275 765-1440	1500 $\pm$ 625 421-2967
Biomasse H-: ( $\text{mg C m}^{-2}$ )	511 $\pm$ 211 177- 662	599 $\pm$ 155 238- 766	1593 $\pm$ 573 641-2489	957 $\pm$ 198 645-1171	335 $\pm$ 209 185- 708	775 $\pm$ 556 177-2489
Produktion A: ( $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ )	271 $\pm$ 45 171- 308	393 $\pm$ 117 259- 595	261 $\pm$ 60 185- 341	422 $\pm$ 41 357- 506	343 $\pm$ 59 299- 462	334 $\pm$ 94 171- 595
Produktion H+: ( $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ )	28 $\pm$ 11 7- 36	30 $\pm$ 5 21- 37	84 $\pm$ 25 42- 120	59 $\pm$ 11 40- 72	17 $\pm$ 6 13- 26	42 $\pm$ 29 7- 120
Produktion H-: ( $\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ )	10 $\pm$ 3 3- 11	18 $\pm$ 4 9- 21	77 $\pm$ 25 36- 112	49 $\pm$ 9 35- 56	8 $\pm$ 5 4- 15	30 $\pm$ 30 3- 112
pBiomasse A/H+: (%)	48.1 $\pm$ 11.4 39.3- 66.6	51.5 $\pm$ 5.6 42.9- 62.4	28.8 $\pm$ 9.6 17.7- 48.7	43.3 $\pm$ 6.4 35.1- 52.1	50.5 $\pm$ 3.6 43.8- 55.6	44.7 $\pm$ 11.5 17.7- 66.6
pBiomasse A/H-: (%)	73.6 $\pm$ 7.1 68.4- 86.1	71.0 $\pm$ 7.3 60.6- 86.9	34.7 $\pm$ 12.1 21.3- 59.7	55.6 $\pm$ 5.3 49.5- 64.2	75.9 $\pm$ 7.9 62.6- 81.6	63.0 $\pm$ 17.9 21.3- 86.9
pProduktion A/H+: (%)	91.1 $\pm$ 2.7 89.0- 95.0	92.5 $\pm$ 1.9 87.6- 94.9	75.1 $\pm$ 7.9 63.4- 88.3	87.8 $\pm$ 1.9 85.4- 90.6	95.3 $\pm$ 0.8 93.5- 95.9	88.6 $\pm$ 8.4 63.4- 95.9
pProduktion A/H-: (%)	96.7 $\pm$ 0.6 96.3- 98.1	95.5 $\pm$ 1.4 92.6- 97.4	76.7 $\pm$ 7.8 65.2- 89.7	89.7 $\pm$ 1.5 88.1- 93.1	98.0 $\pm$ 0.9 96.2- 98.7	91.6 $\pm$ 8.9 65.2- 98.7
pMeAkt. A/H+: (%)	93.1 $\pm$ 2.1 91.4- 96.2	93.5 $\pm$ 1.5 91.4- 96.3	83.7 $\pm$ 5.4 75.8- 92.5	90.7 $\pm$ 1.5 88.7- 92.7	92.8 $\pm$ 1.2 90.6- 93.8	90.8 $\pm$ 4.7 75.8- 96.3
pMeAkt. A/H-: (%)	96.9 $\pm$ 0.6 96.5- 97.8	95.9 $\pm$ 1.3 93.5- 98.3	86.0 $\pm$ 5.0 78.7- 94.0	93.2 $\pm$ 0.9 92.5- 95.0	96.2 $\pm$ 1.2 94.0- 97.0	93.7 $\pm$ 4.8 78.7- 98.3

Tab. 57: Kann das Phytoplankton durch Fraßdruck kontrolliert sein? Das Verhältnis von autotrophen und herbivoren Organismen: Verschiedene Parameter der autotrophen (ohne APP) und der potentiell herbivoren Organismen werden verglichen. Als potentiell herbivor werden Ciliaten, Rotatorien, Cladoceren und Copepoden (letztere links mit und rechts ohne Copepodit- und Adultstadien der omnivoren Art *Cyclops abyssorum*) aufgefaßt. Angegeben sind zunächst die prozentualen Anteile von Biomasse, metabolischer Aktivität und Produktivität herbivorer Organismen an der jeweiligen Summe von Autotrophen und Herbivoren. Für die Phase III (n=7), die Phasen I, II, IV und V (n=25) sowie den gesamten Untersuchungszeitraum (n=32) sind zeitgewichtete Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung, Variationskoeffizient sowie Minimum und Maximum dargestellt. In der unteren Hälfte ist das Verhältnis der Mittelwerte von herbivoren:autotrophen Organismen für die jeweiligen Zeiträume angegeben. Ein Bewertungsfaktor von  $F=17.5$  (nach MOLONEY & FIELD, 1989) bei der Berechnung der metabolischen Aktivitäten soll die unterschiedlichen metabolischen Kosten heterotropher und autotropher Organismen berücksichtigen, ein Faktor von  $E=0.3$  (vgl. STRAILE, 1994) wird als Konsumtionsrate herbivorer Organismen angenommen.

Gruppe	n	mit <i>Cyclops abyssorum</i>			ohne <i>Cyclops abyssorum</i>		
		Mittel. $\pm$ Std. (Her.:Aut.)	Vk.	Min.-Max.	Mittel. $\pm$ Std. (Her.:Aut.)	Vk.	Min.-Max.
Anteil Biomasse herbivorer Organismen (%)	25	51.0 $\pm$ 7.7	15.1	33.4–64.9	29.4 $\pm$ 10.0	34.0	13.1–50.1
	7	71.2 $\pm$ 9.6	13.5	51.3–82.3	65.2 $\pm$ 12.1	18.6	40.2–78.7
	32	55.3 $\pm$ 11.5	20.8	33.4–82.3	36.9 $\pm$ 17.9	48.5	13.1–78.7
Anteil metabolische Aktivität herbivore Organismen (%)	25	7.3 $\pm$ 1.8	24.7	3.7–11.3	4.2 $\pm$ 1.6	38.1	1.7– 7.5
	7	16.3 $\pm$ 5.4	33.1	7.5–24.2	14.0 $\pm$ 5.0	35.7	6.0–21.3
	32	9.2 $\pm$ 4.7	51.1	3.7–24.2	6.3 $\pm$ 4.8	76.2	1.7–21.3
Anteil Produktivität herbivore Organismen (%)	25	7.8 $\pm$ 3.2	40.9	4.1–14.6	4.5 $\pm$ 3.1	68.7	1.3–11.9
	7	24.9 $\pm$ 7.9	31.8	11.7–36.6	23.3 $\pm$ 7.8	33.7	10.3–34.8
	32	11.4 $\pm$ 8.4	73.5	4.1–36.6	8.4 $\pm$ 8.9	105.7	1.3–34.8
Verhältnis herbivore : autotrophe Biomasse	25	1 : 0.9			1 : 2.2		
	7	1 : 0.4			1 : 0.5		
	32	1 : 0.8			1 : 1.5		
Verhältnis herbivore : autotrophe metabolische Aktivität	25	1 : 12.7	* F =	1 : 0.7	1 : 23.0	* F =	1 : 1.3
	7	1 : 5.4	* F =	1 : 0.3	1 : 6.5	* F =	1 : 0.3
	32	1 : 10.7	* F =	1 : 0.6	1 : 16.9	* F =	1 : 1.0
Verhältnis herbivore : autotrophe Tages-Produktion	25	1 : 11.5	* E =	1 : 3.5	1 : 19.7	* E =	1 : 5.9
	7	1 : 3.1	* E =	1 : 0.9	1 : 3.4	* E =	1 : 1.0
	32	1 : 8.0	* E =	1 : 2.4	1 : 11.0	* E =	1 : 3.3

Konstante  $c$  bei der Berechnung der metabolischen Aktivität (vgl. Abschn. 4.2.1.2) wird von MOLONEY & FIELD (1989) aus Literaturdaten berechnet, die Autoren geben für maximale Nährstoff-Aufnahmeraten von Phytoplankton und Bakterien einen Wert von  $c=3.6$  ( $\text{pg C}^{0.25} \text{d}^{-1}$ ) an wohingegen  $c=63$  ( $\text{pg C}^{0.25} \text{d}^{-1}$ ) für Ingestionsraten von Partikeln durch heterotrophe Organismen. Das Verhältnis von diesen beiden  $c$ -Werten ergibt den Korrekturfaktor ( $c[\text{Autotroph}]:c[\text{Heterotroph}] = 1:17.5$ ) für die in den Tabellen 55 und 56 angegebenen Verhältnisse herbivorer und autotropher metabolischer Aktivität. Für den gesamten Untersuchungszeitraum ergibt sich ein Wert von 1:0.6 (herbivore:autotrophe metabolische Aktivität, mit *Cyclops abyssorum*) bzw. 1:1.0 (ohne *C. abyssorum*), also ein Gleichgewicht, wenn *C. abyssorum* vollständig carnivor ist und ein mit dem Anteil der herbivoren Ernährungsweise von *C. abyssorum* zunehmendes Überwiegen der heterotrophen Aktivität. Ein dauerhaftes Überwiegen der herbivoren Aktivität wäre nur bei einem für den Königssee nicht anzunehmenden, extremen allochthonem Eintrag möglich. Eine exakte Ausbalancierung von autotropher und heterotropher Aktivität ist bei der verwendeten Berechnungsmethode nicht unbedingt zu erwarten.

In der Phase III beträgt das Verhältnis der autotrophen und herbivoren metabolischen Aktivität mit oder ohne *C. abyssorum* 1:0.3, wohingegen in der restlichen Zeit der Wert zwischen 1:0.7 (mit *C. abyssorum*) und 1:1.3 (ohne *C. abyssorum*) liegt. In dieser Zeit (Phase III) dominieren Cladoceren das herbivore Plankton. Für Phase III ist eine Kontrolle der autotrophen durch die herbivoren Organismen also sehr wahrscheinlich, wohingegen in der restlichen Zeit die Wachstumsraten des Phytoplanktons den Fraßdruck der herbivoren überwiegen dürfte. *C. abyssorum* und seiner Ernährungsweise kommt in dieser Zeit eine Schlüsselstellung bei der „top-down“-Kontrolle der autotrophen Produktion zu. Auch die Produktivitätswerte der autotrophen und der herbivoren Organismen deuten in diese Richtung: Die prozentualen Anteile autotropher und heterotropher Organismen an der Summe der (über P/B-Verhältnisse berechneten) Produktion unterscheidet sich nicht signifikant von der prozentualen Verteilung der metabolischen Aktivitäten. Selbst für die  $n=7$  Meßtage der Phase III liegen die  $p$ -Werte im Wilcoxon-Test mit  $p=0.0736$  (mit *Cyclops abyssorum*) und  $p=0.0553$  (ohne *C. abyssorum*), wenn auch nur knapp, über 5%. Wird für die Wachstumseffizienz der Herbivoren, also



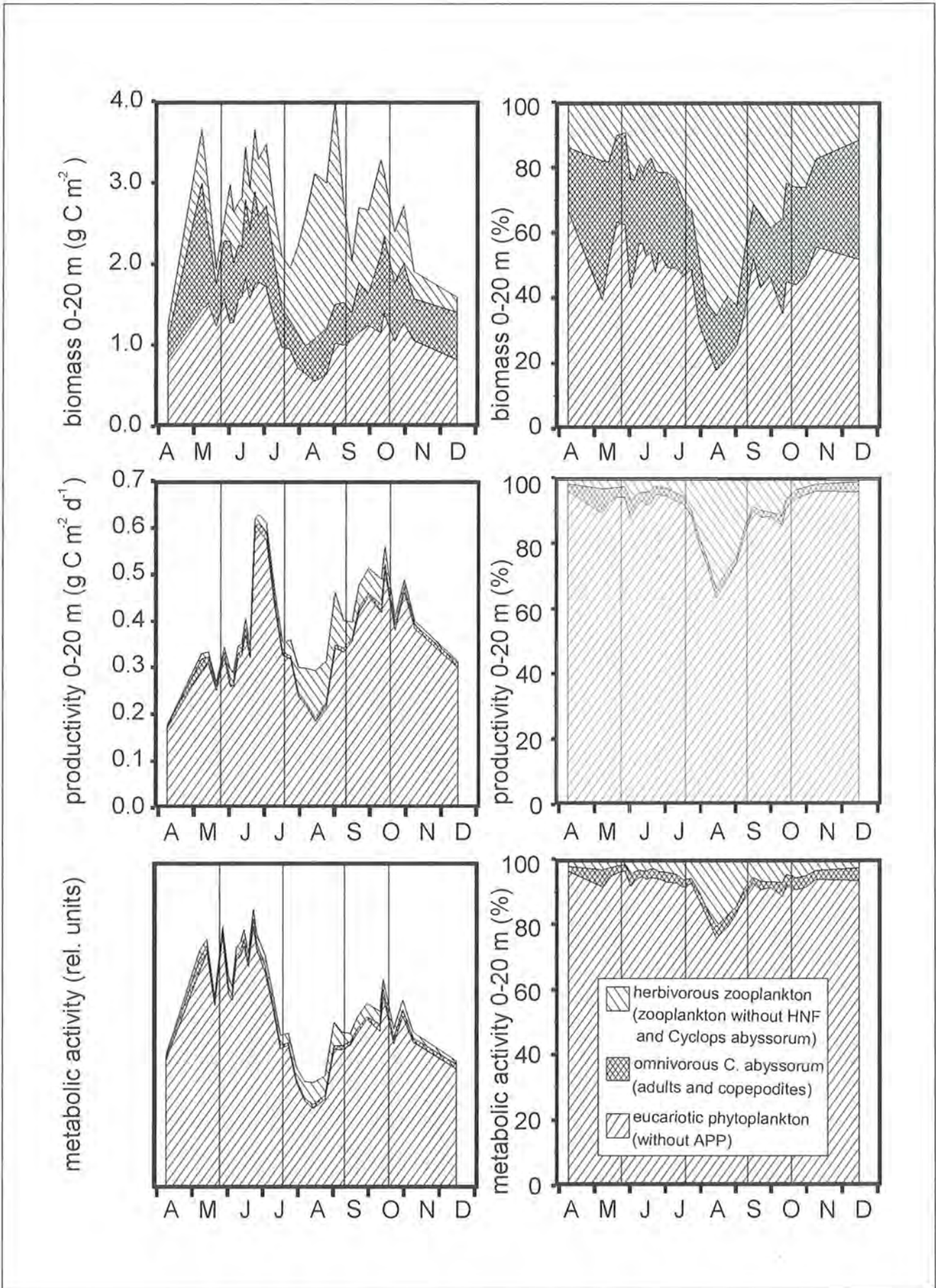


Abb. 66: Verhältnis der autotrophen (ohne APP) und der potentiell herbivoren Organismen (incl. *Cyclops abyssorum*) in der 0–20-m-Zone: Für die „standing stock“-Biomasse (g C m<sup>-2</sup>), die Produktivität (g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) und die metabolische Aktivität (relative Einheiten) sind in der linken Spalte jeweils Absolutwerte und in der rechten Spalte die prozentualen Verteilungen angegeben. Als potentiell herbivor sind hier die im PEG-Modell berücksichtigten Gruppen (Ciliaten, Rotatorien, Nauplien, Cladoceren und Copepoden) aufgefasst.

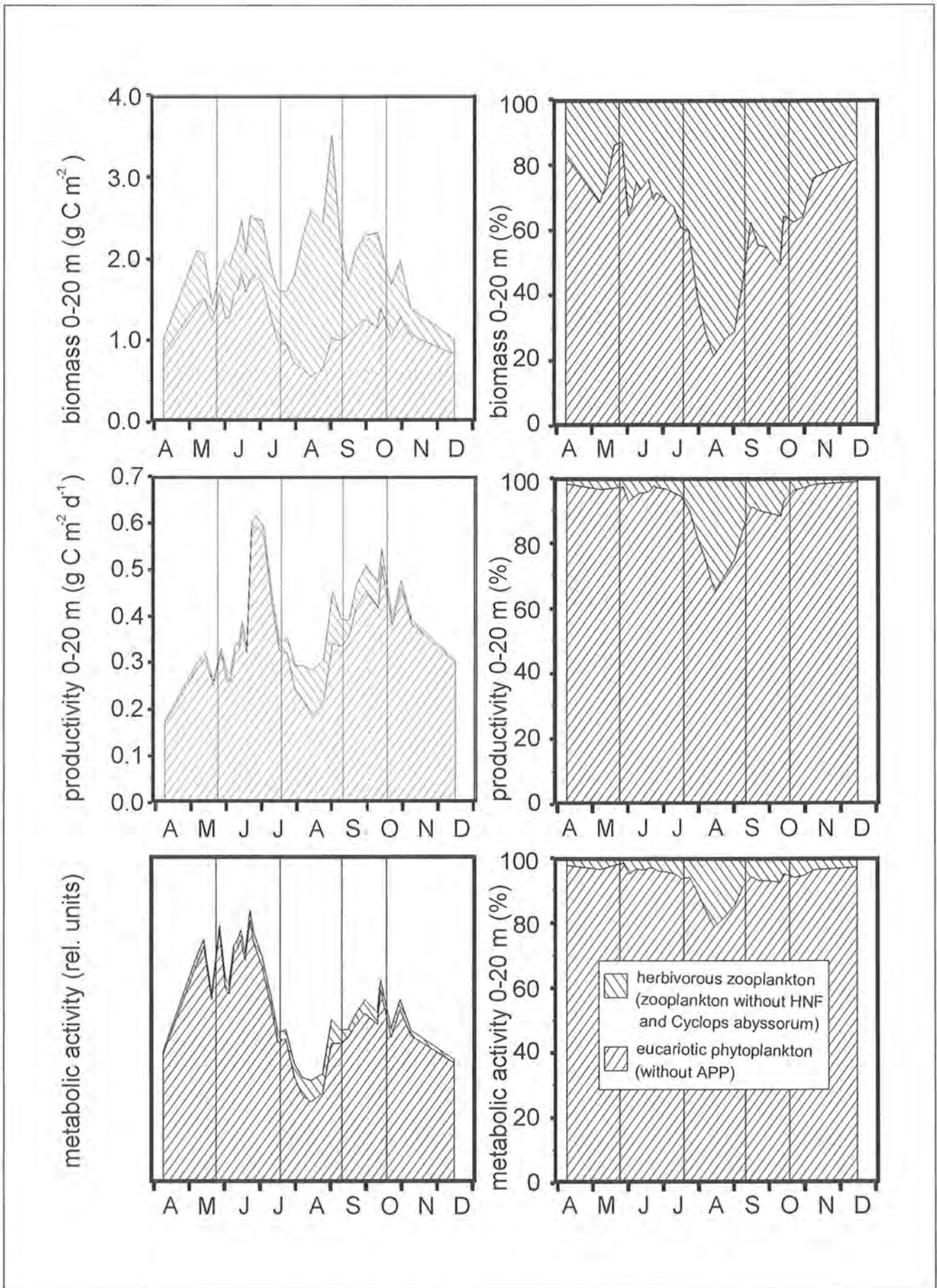


Abb. 67: Verhältnis der autotrophen (ohne APP) und der potentiell herbivoren Organismen (excl. *Cyclops abyssorum*) in der 0-20-m-Zone: Für die „standing stock“-Biomasse ( $\text{g C m}^{-2}$ ), die Produktivität ( $\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) und die metabolische Aktivität (relative Einheiten) sind in der linken Spalte jeweils Absolutwerte und in der rechten Spalte die prozentualen Verteilungen angegeben. Als potentiell herbivor sind hier die im PEG-Modell berücksichtigten Gruppen (Ciliaten, Rotatorien, Nauplien, Cladoceren und Copepoden) aufgefasst.



die Effizienz mit der die autotrophe Produktion transferiert wird, ein Wert von  $E=0.3$  (vgl. STRAILE, 1994, darin weitere Literatur) angenommen, dann zeigt sich, daß unabhängig von der Ernährungsweise von **C. abyssorum** während Phase III ein Gleichgewicht von autotropher und herbivorer Produktion vorliegt, wohingegen in der restlichen Zeit, wie auch im saisonalen Durchschnitt, die autotrophe Produktion die herbivore übersteigt. Ob in Phase III (unter der Annahme die Copepodit- und Adultstadien von **C. abyssorum** seien vollständig carnivor) ein Verhältnis von genau 1:1 vorliegt, die herbivoren Organismen also den ganzen Zuwachs der autotrophen konsumieren, hängt wesentlich von der Annahme zur Wachstumseffizienz ab. Die Literaturangaben hierzu bewegen sich zwischen 10 % und 80 % (STRAILE, 1994). Das Verhältnis von herbivorer und autotropher Produktivität verschiebt sich weiter zugunsten der herbivoren Organismen und nähert sich damit den Verhältnissen der metabolischen Aktivität, wenn die für die meisten „grazer“ nicht freißbaren Phytoplankter (Durchmesser  $>50$ ,  $\mu\text{m}$  im saisonalen Mittel 27.2 %, vgl. Abschn. 3.2.10, Tab. 20 und Abb. 19) aus der autotrophen Produktion herausgenommen werden.

In den obersten 20 m des Königssees betrug die durchschnittliche Biomasse herbivorer Organismen ( $1500 \text{ mg C m}^{-2}$ ) 1992 das 1.3fache der Biomasse autotropher Organismen ( $1132 \text{ mg C m}^{-2}$ , ohne APP). Diese Verhältnis scheint auf den ersten Blick ungewöhnlich, besonders wenn man berücksichtigt, daß 1978–1980 die Crustaceen-Biomasse nur etwa 10–20 % der Phytoplankton-Biomasse ausmachte.

SIEBECK (1985) legte seinen Berechnungen die Biomassewerte der obersten 40 m zugrunde, d.h. das gesamte aktive Phytoplankton (ohne APP) wird den in den obersten 40 m vorliegenden Crustaceen, die etwa 80 % der Gesamtcrustaceen ausmachten, gegenübergestellt.

Dem hier für 1992 berechneten Verhältnis von 1:1.3 (Autotrophe:Herbivore) liegt die Phytoplankton-Biomasse der obersten 20 m und die Crustaceen-Biomasse der gesamten Wassersäule zugrunde (unter der Annahme, daß auch die Crustaceen tieferer Wasserschichten energetisch von der trophogenen Zone abhängen). Außerdem wurden für 1992 auch Ciliaten und Rotatorien einbezogen, der Anteil des Mikrozooplanktons machte 6 % der herbivoren Biomasse aus.

Werden für 1992 die Phytoplankton-Biomasse (ohne APP) und die Crustaceen-Biomasse (ohne Mikrozooplankton, also Mesozooplankton) der gesamten Wassersäule verglichen, dann ergibt sich mit 1:0.7 ( $1418 \text{ mg C m}^{-2}$  Mesozooplankton:  $1958 \text{ mg C m}^{-2}$  Phytoplankton) ein Wert, der näher an den 1978–1980 berechneten Werten liegt. In dieser veränderten Proportion spiegelt sich auch die 1992 gegenüber 1978–1980 um den Faktor drei erhöhte Crustaceen-Biomasse bei etwa verdoppelter Phytoplankton-Biomasse wieder (vgl. Abschn. 4.2.2.1).

SPRULES et al. (1983) fanden in 37 kleinen kanadischen Seen einen Median des Biomasseverhältnisses von Zoo- zu Phytoplankton von 0.6 (70 % der Werte la-

gen im Bereich von 0.3–3.3). SHELDON et al. (1977) erwarteten aufgrund theoretischer Erwägungen ein Räuber/Beute-Biomasseverhältnis von 0.3–2.0 während KERR (1974) einen Wert von 0.8 fordert.

Das für den Königssee berechnete Verhältnis der Aktivitätsparameter von herbivoren zu autotrophen Organismen deutet darauf hin, daß während der Hauptstagnationsphase mehr als 100 % der autotrophen Produktion von herbivoren Organismen konsumiert wurden. Außerhalb dieser Zeit überstieg die autotrophe Produktion die der herbivoren Organismen deutlich. Cladoceren, als wichtigste herbivore Organismen des Sommers, nahmen eine Schlüsselstellung bei der Kontrolle des Phytoplanktons ein. Der Grad in dem das Phytoplankton von herbivoren Organismen kontrolliert wird, hängt zudem davon ab, bis zu welchem Ausmaß der als omnivor bekannte **Cyclops abyssorum** sich herbivor ernährt.

#### 4.2.1.5 Die Sommerphase im Königssee

Die Phasen III und IV sind die Sommerphasen. Als oligotrophes Gewässer zeigt der Königssee, in Übereinstimmung mit dem PEG-Modell, eine ausgesprochene Sommerdepression des Phytoplanktons und gleichzeitig ein sommerliches Maximum des herbivoren Zooplanktons.

Die Biomasse kleiner Algen ( $<30 \mu\text{m}$ ), die Anfang August ein Minimum ( $0.4 \text{ g C m}^{-2}$ ) durchlaufen haben, steigt bis Ende Oktober an (maximal  $1.4 \text{ g C m}^{-2}$ ). Die Biomasse dieser kleinen Algen wird in den Phasen III und IV zu einem großen Teil von den ab Mitte August stark im Zunehmen begriffenen Cryptophyceen (Gattungen **Cryptomonas** und **Rhodomonas**) und kleinen zentrischen Diatomeen (**Cyclotella bodanica**) gestellt. Cryptophyceen haben, bei einer jahresdurchschnittlichen Biomasse von  $81 \text{ mg C m}^{-2}$  oder 6.9 % der Phytoplankton-Biomasse, in den Phasen III und IV eine mittlere Biomasse von 101 und  $154 \text{ mg C m}^{-2}$  (entsprechend 11.4 % bzw. 12.0 %). Extremwerte von  $100$ – $170 \text{ mg C m}^{-2}$  werden im September und Oktober erreicht. Diese Gruppe ist 1992 eine der Klassen mit eher ausgeprägter Saisonalentwicklung (Variationskoeffizient knapp  $>50$  %). In den Jahren 1978–1980 war die Biomasse der Cryptophyceen sehr konstant und die Anteile dieser Klasse lagen ebenfalls besonders außerhalb der Frühjahrsblüte hoch (SIEBECK, 1985). Der Anteil der Chlorophyceen – von denen im Mittel nur 2.5 % zu den größeren koloniebildenden Formen gehören – am Phytoplankton des Königssees ist mit durchschnittlich 1.0 % ( $13 \text{ mg C m}^{-2}$ ) äußerst gering. Größere koloniebildende Chlorophyceen haben im späten Oktober ein Maximum von  $1$ – $4 \text{ mg C m}^{-2}$ , während die Gesamtbio-masse der Chlorophyceen seit Anfang September bei  $15$ – $20 \text{ mg C m}^{-2}$  liegt (s.u.). Mit der Einschränkung, daß Chlorophyceen nur einen unwesentlichen Bestandteil der Phytoplanktongesellschaft des Königssees bilden, kann also besonders der September und z.T. auch

der Oktober, als Cryptophyceen-Chlorophyceen-Phase bezeichnet werden.

Die Phytoplanktongesellschaft des Königssees wird 1992, wie bereits 1978–1980 (SIEBECK, 1985), nicht nur während des Frühjahrs, sondern in der gesamten Vegetationsperiode in starkem Maße (im Mittel 50–60 % der Phytoplankton-Biomasse) durch die Algenklasse der Bacillariophyceae dominiert. Die zwischen September und November auftretende Biomasse der Diatomeen steht dem Frühjahrsmaximum dieser Gruppe nicht nach. Der Anteil der Diatomeen an der Phytoplanktongesellschaft, der zwischen Ende Juni und Ende August auf 30–50 % abgefallen war, steigt ab September noch einmal auf über 60 % an. Auch die absolute Biomasse der Diatomeen steigt in dieser Zeit noch einmal stark an (von 230 mg C m<sup>-2</sup> Mitte August auf 1006 mg C m<sup>-2</sup> Mitte Oktober). Ein Rückgang der Diatomeen ist erst zu verzeichnen, wenn Anfang November ein Jahresminimum der Siliciumwerte in den obersten 20 m auftritt. In diese Zeit fällt auch das im Königssee nur sehr schwach ausgeprägte Maximum koloniebildender Chlorophyceen (s.o.). Der Anteil großer Algen (>30 µm, Diatomeen und andere Gruppen) ist seit Phase II rückläufig. Auch innerhalb der Diatomeen sind in der zweiten Jahreshälfte die großen Arten von abnehmender Bedeutung. Die geringe Mächtigkeit des Epilimnions und die häufig bis an die Oberfläche reichende Temperaturschichtung (die eine geringe Wasserbewegung auch im Epilimnion andeutet) lassen den sommerlichen Königssee für große koloniebildende Diatomeen weitgehend ungeeignet erscheinen. Entsprechend fällt das Maximum von *Asterionella* in die Zeit der beginnenden herbstlichen Tiefenverlagerung der Thermokline. In diesem Sinne kann die Zeit von Ende August bis Ende September als sommerliches Diatomeen-Maximum des Königssees bezeichnet werden.

Die Klasse Dinophyceen gehört zu den am konstantesten vertretenen Algengruppen des Königssees (143±42 mg C m<sup>-2</sup> incl. *Gymnodinium helveticum* und 134±44 mg C m<sup>-2</sup> excl. *G. helveticum*). Während die Gesamtbiomasse des Phytoplanktons von Phase II auf Phase III um knapp die Hälfte (46.2 %) abnimmt, geht die Biomasse der Dinophyceen um weniger als ein Zehntel zurück (7.9 %), so daß sich gleichzeitig der prozentuale Anteil der Dinophyceen von 10.6 % auf 18.5 % erhöht. Tendenziell (Unterschiede nicht signifikant) liegen im ungeschichteten See geringere Dinophyceen-Biomassen (Mittelwerte Phase I und V: 88–120 mg C m<sup>-2</sup>) vor als zur Zeit der Stratifikation (Phase II–IV: 141–172 mg C m<sup>-2</sup>). Daraus folgt, daß die Dinophyceen-Phase des Königssees in den Zeitraum von Juni bis Oktober fällt. Eine gleichlaufende Entwicklung der Dinophyceen wird von SIEBECK (1985) für das Jahr 1980 gezeigt.

Die Cyanophyceen sind im Königssee hauptsächlich (80 %) durch einzellige, coccale Formen vertreten. Der Anteil koloniebildender Formen ist gering, größere Arten und stickstofffixierende Formen fehlen 1992 vollständig. Die Entwicklung der Biomasse und des prozentualen Anteils verläuft gegensätzlich zu den Dinophyceen, maximale Werte werden im ungeschichteten (Mittelwerte Phase I und V: 311–251 mg C m<sup>-2</sup>), minimale Werte im geschichteten See erreicht (Phase II–IV:

137–241 mg C m<sup>-2</sup>). Von einem sommerlichen Cyanophyceen-Maximum kann nur insofern gesprochen werden, als die Biomasse dieser Gruppe von Mitte September bis Ende Oktober beinahe um den Faktor 5 zunimmt (65–303 mg C m<sup>-2</sup>).

Die vom PEG-Modell (für eher eutrophe Systeme) erwartete Abfolge von Cryptophyceen-Chlorophyceen-Phase, zweiter Diatomeen-Phase und Dinophyceen-Cyanophyceen-Phase ist im Königssee so nicht zu finden, auch wenn fast alle diese Gruppen im Hoch- und Spätsommer durchaus vorhanden sind.

Die Biomasse potentiell herbivorer Zooplankter ist von Phase III bis Phase V tendenziell rückläufig. Hierbei ist die Abnahme des prozentualen Anteils von calanoiden Copepoden und Cladoceren signifikant. Bei den Cladoceren nimmt zuerst *Ceriodaphnia quadrangula* ab, *Daphnia hyalina* hält auch in Phase IV noch einen hohen Biomassewert, nimmt dann aber beim Übergang zu Phase V signifikant ab. Der Rückgang von *Bosmina longispina* ist, entsprechend dem mehr oder weniger perennierendem Auftreten dieser Art, langsam und nicht signifikant. In der gleichen Zeit erfährt *Cyclops abyssorum* sowohl bezüglich der Biomasse als auch der metabolischen Aktivität eine deutliche Zunahme. Innerhalb der kleinen herbivoren Organismen bleibt die Biomasse der Ciliaten und Rotatorien während Phase III und IV unverändert, es erfolgt aber eine signifikante Zunahme der Nauplien-Biomasse. Diese Zunahme führt dazu, daß der Anteil kleiner herbivorer Organismen im Hochsommer anzusteigen beginnt. Insgesamt wird das herbivore Zooplankton der Phase IV, wie bereits während Phase III von den Cladoceren geprägt, deren Anteil an der metabolischen Aktivität der herbivoren Organismen ist zwar von 63 % (in Phase III) auf 47 % zurückgegangen, liegt aber immer noch deutlich höher als in den Phasen I, II und V (21 %, 27 % bzw. 22 %).

#### 4.2.1.6 Herbst- und Winterphase des Königssees

Herbst und Winter werden durch Phase V repräsentiert. Ein von großen Diatomeen oder filamentösen Algen geprägtes, von der Sommerentwicklung abgetrenntes Herbstmaximum tritt im Königssee nicht auf.

In Phase V wird eine verhältnismäßig hohe Phytoplankton-Biomasse aufrechterhalten und erst von Mitte November bis Mitte Dezember erfolgt ein leichter Rückgang, der mit einer Erhöhung der Silikat-Konzentration verbunden ist. Die Phasenmittelwerte der Phytoplankton-Biomasse von Phase IV und Phase V sind nicht signifikant verschieden. Auch der Rückgang der herbivoren Organismen ist nur schwach ausgeprägt. Jedoch ist der Rückgang der Cladoceren signifikant, während gleichzeitig eine Zunahme von *Cyclops abyssorum* erfolgt, der das heterotrophe Winterplankton des Königssees prägt (SIEBECK, 1985).

Die Sukzession der Planktonorganismen im Königssee entsprach 1992 in hohem Maße den Erwartungen, die das PEG-Modells für oligotrophe Gewässer formuliert. Die wenig scharf abgegrenzte Frühjahrsblüte des Phytoplanktons wurde ne-



ben kleinen zentrischen auch durch große Diatomeenarten geprägt. Ein deutliches Klarwasserstadium wurde nicht ausgebildet, der Rückgang des Frühjahrsmaximums leitete direkt in das sommerliche Phytoplanktonminimum über. Während der Frühjahrsblüte erreichten kleine herbivore Organismen (Ciliaten und Rotatorien) maximale Produktionsanteile, sie wurden im weiteren zunehmend von größeren Formen (Cladoceren) abgelöst. Eine komplexe sommerliche Phytoplanktonzusammensetzung großer, zumeist fraßresistenter Algenarten, kennzeichnet meso- bis eutrophe Gewässer (vom Frühjahr zum Sommer Übergang von r- zu K-Strategen). Im Königssee wies auch das Sommer- und Herbstplankton hohe Anteile kleiner, gut freßbarer Algen auf. Ebenso wenig erfolgte innerhalb des Zooplanktons eine Verschiebung zu kleineren Formen. Mit dem Rückgang der thermischen Schichtung wurde ein herbstäliches Nebenmaximum des Phytoplanktons ausgebildet. Zu dieser Zeit waren Biomasse und Produktivität der herbivoren Organismen rückläufig. Dies kann daran liegen, daß die Produktivität des Phytoplanktons trotz hoher „standing-stock“-Werte gering war oder daran, daß die Herbivoren bei den nun vorherrschenden niedrigen Temperaturen keine hohe Fekundität mehr auszubilden vermochten. Das herbstäliche und winterliche herbivore Plankton war durch *Cyclops abyssorum* geprägt.

#### 4.2.1.7 Phaseneinteilung: Vergleich mit dem Bodensee

Die dem Vergleich mit dem PEG-Modell zugrundeliegende vergrößerte Phaseneinteilung wurde im Königssee weitgehend nach den selben Kriterien wie am Bodensee (STRAILE, 1994; GELLER et al., 1991) durchgeführt:

In den Jahren 1987–1991 setzte die thermische Schichtung, die das Winterende und damit den Beginn der Frühjahrsblüte markiert, im Bodensee zwischen 11. März und 13. April ein und endete zwischen dem 16. Oktober und dem 15. November.

Die Frühjahrsblüte, die im Bodensee bei Schlechtwettereinbrüchen in bis zu drei Unterphasen geteilt wird, dauerte bis frühestens zum 12. Mai und längstens bis zum 12. Juni. Das darauf folgende Klarwasserstadium hielt bis frühestens zum 2. Juni und spätestens zum 25. Juni an. Frühjahrsblüte und Klarwasserstadium sind über Secchi-Tiefe, Algenbiovolumen und Chlorophyllgehalt definiert. Die über die Planktondynamik definierten Sommer- und Herbstphasen endeten zwischen dem 22. September und dem 6. Oktober.

Die Phasen I und II im Königssee (1992: 9.4.–21.5. und 28.5.–17.7.) entsprechen der Frühjahrsblüte im Bodensee (1987–1991: 11.3./13.4. – 12.5./12.6.). Die thermische Schichtung im Königssee ist zu dieser Zeit weitgehend instabil, die Temperaturgradienten liegen während Phase I stets unter  $1^{\circ}\text{C m}^{-1}$ . Allerdings zeigen die rtr-Werte von bis zu 13 einen langsamen Beginn der Stratifikation. Anfang April lag der rtr-Werte in der ganzen Wassersäule noch weit unter 1, dieser Termin

müßte damit strenggenommen noch dem Winter zugeordnet werden. Die Phase II ist im Königssee durch eine zunehmend stabile thermische Schichtung gekennzeichnet. Die Frühjahrsblüte findet also im Königssee zwischen Anfang Mai und Mitte Juli statt, im Bodensee setzt sie bis zu sechs Wochen früher ein und endet ein bis zwei Monate früher.

Im Bodensee ist das Klarwasserstadium (vgl. LAMPERT & SCHOBER, 1978) ein deutlich ausgeprägtes Phänomen (1987–1991: 13.5./13.6. – 2.6./25.6.). Im Königssee wird kein solches Klarwasserstadium ausgebildet. Zwar erreicht die durchschnittliche Secchi-Tiefe einen gewissen Minimalwert in Phase II und steigt von da bis Untersuchungsende kontinuierlich an, die Phasenmittelwerte sind aber nicht signifikant verschieden. Die durch das Maximum herbivorer Crustaceen und das Phytoplanktonminimum gekennzeichnete Phase III (1992: 20.7. – 9.9.) kann mit der Klarwasserphase gleichgesetzt werden, die Bezeichnung als Übergangsphase von der Frühjahrsblüte zum Sommerplankton ist jedoch treffender.

Gleichzeitig kann die Phase III auch als Beginn der Sommer- und Herbstphase aufgefaßt werden; die Sommer- und Herbstentwicklung im Königssee erstreckt sich dann weiter über die Phasen IV und V (1992: 12.9.–14.10. und 23.10.–16.12.). Im Bodensee (1987–1991: 3.6./26.06. – 15.10./14.11.) dauert die deutlich früher beginnende (und meist auch früher endende) Sommer- und Herbstphase sechs bis zehn Wochen länger.

#### 4.2.2 Biomasse- und Produktivität

Der Königssee weist trotz seines oligotrophen Zustandes hohe „standing stock“-Werte der Planktongesellschaft auf (vgl. Tab. 58). Schon SCHINDLER (1950) stellte fest, daß im Vergleich verschiedener (damals) oligotropher Voralpenseen das Gesamtplanktonvolumen des Königssees nur von dem des Würmsees übertroffen wurde, wohingegen Chiemsee und Kochelsee niedrigere Werte als der Königssee aufwiesen. Der Autor kommt zu dem Schluß, daß „*der Königssee über eine verhältnismäßig hohe Planktonmenge in den Sommermonaten verfügt*“ und, daß die „*0–40 m Zone des Königssees (...) ungefähr die gleiche Planktonmenge enthält wie die der anderen Voralpenseen.*“ Die hohen Phytoplanktonwerte erklärt SCHINDLER (1950) in Anlehnung an GESSNER (1948 & 1950): „*Die relativ grosse Sichttiefe und hochliegende Sprungschicht ergeben für das Phytoplankton die Möglichkeit, die gelösten Nährstoffe des Meta- und Hypolimnions, also einer dickeren (höheren) Wasserschicht auszuschöpfen als bei Seen mit geringerer Sichttiefe und tiefer liegender Sprungschicht, bei denen das Phytoplanktonmaximum sich oberhalb der Sprungschicht befindet.*“

Die durchschnittliche Biomassekonzentrationen („standing stock“) der planktischen Organismengruppen im Königssees lagen 1992 nur geringfügig niedriger, als sie typischerweise im Bodensee anzutreffen sind. Die Phytoplanktonkonzentration im Königssee lag 1992 etwas höher als die Jahresmittelwerte der Bodenseewerte 1987–1991 (vgl. Tab. 58). Zu berücksichtigen ist jedoch,

daß es sich bei den Biomassewerten des Bodensees um Jahresmittelwerte handelt, bei denen des Königssees aber um saisonale Mittelwerte für den Untersuchungszeitraum von April bis Dezember (die Produktionswerte in Tab. 58 sind dagegen auf Jahressummen korrigiert). Die Beiträge aller einzelnen heute als relevant bekannten Planktongruppen zu Biomasse und Produktion des Bodensees werden zusammenfassend erstmals von GELLER et al. (1991) beschrieben. Das von GELLER et al. (1991) bearbeitete Jahr 1987 war relativ untypisch (verhältnismäßig geringe Sonneneinstrahlung und Wassertemperaturen im Mai und Juni, infolge eines „Jahrhunderthochwassers“ auch im Juli hoher Wasserstand

und geringe Temperaturen). Trotzdem werden die wesentlichen Aussagen von GELLER et al. (1991) durch STRAILE (1994) für die Jahre 1987–1991 bestätigt: auf die Frühjahrsblüte der Algen folgen Maximalwerte der herbivoren Zooplankter in der Reihenfolge Ciliaten, Rotatorien und dann herbivore Crustaceen (Daphnien). Während letztere im Klarwasserstadium und noch in der beginnenden Sommerphase das Zooplankton dominieren, wird im Hochsommer das Mikrozooplankton wieder bedeutsamer, und im Herbst ist eine zweite Blüte des herbivoren Zooplanktons zu beobachten. Der Anteil carnivorer Crustaceen ist im Winter und Frühjahr am höchsten.

Tab. 58: Biomasse und Produktivität im Bodensee und im Königssee: Biomasse ( $\text{mg C m}^{-2}$ ; 0–20 m) und Jahresproduktion ( $\text{g C m}^{-2} \text{a}^{-1}$ ; 0–20 m) verschiedener Organismengruppen im Bodensee (Daten des SFB 248, STRAILE, pers. Mit.) und im Königssee sowie prozentuale Anteile an der Gesamtsumme und der Summe der autotrophen, bzw. der heterotrophen Organismen. Für den Bodensee sind Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichung sowie Minima und Maxima der Jahresmittelwerte 1987–1991, für den Königssee zeitgewichtete Mittelwerte 1992 angegeben (hierbei umfassen die Biomassewerte den Untersuchungszeitraum während die Produktionswerte auf das Jahr hochgerechnet wurden).

( $\alpha$ ): Die APP-Produktion wurde nicht getrennt gemessen, sie wird zu 15 % der Primärproduktion geschätzt (KENTER, pers. Mit.). ( $\beta$ ): Die APP-Produktion wurde gleich dem Biomasseanteil von 13.5 % gesetzt, die Abweichung des Anteils von diesem Wert ergibt sich aus der Berechnung des Jahresmittelwertes aus dem Saisonalmittelwert. ( $\gamma$ ): Die in Klammer gesetzten Angaben zu den heterotrophen Flagellaten umschließen auch den obligat heterotrophen Flagellaten *Gymnodinium helveticum*, diese Art ist bei den Bodenseedaten im Phytoplankton enthalten.

Gruppe	Bodensee 1987–1991				Königssee 1992	
	Biomasse Mw. $\pm$ Std. ( $\text{mg C m}^{-2}$ )	Biomasse Min.–Max. ( $\text{mg C m}^{-2}$ )	Produktion Mw. $\pm$ Std. ( $\text{g C m}^{-2} \text{a}^{-1}$ )	Produktion Min.–Max. ( $\text{g C m}^{-2} \text{a}^{-1}$ )	Biomasse Mw. $\pm$ Std. ( $\text{mg C m}^{-2}$ )	Produktion ( $\text{g C m}^{-2} \text{a}^{-1}$ )
Phytopl. (ohne APP)	1089 $\pm$ 132	992–1318	193 $\pm$ 9	183–203	1132 $\pm$ 326	103.0
% autotrophe	90.8 $\pm$ 2.1	93.8– 87.9	85 (1)	–	86.7	85.7 ( $\alpha$ )
% total	27.7 $\pm$ 4.7	24.2– 35.8	58.5 $\pm$ 1.9	56.4– 61.1	32.1	57.9
APP	111 $\pm$ 28	73– 137	34 $\pm$ 2	32– 98	173 $\pm$ 59	17.2
% autotrophe	9.2 $\pm$ 2.1	6.2– 12.1	15 (1)	–	13.3	14.3 ( $\beta$ )
% total	2.8 $\pm$ 0.8	1.8– 3.7	10.3 $\pm$ 0.3	10.0– 10.8	4.9	9.7
Bakterien	603 $\pm$ 101	532– 771	27 $\pm$ 3	24– 31	571 $\pm$ 160	26.4
% heterotrophe	21.6 $\pm$ 3.2	17.8– 25.6	26.6 $\pm$ 2.4	23.1– 29.7	25.7	45.8
% total	15.2 $\pm$ 2.1	13.7– 18.8	8.3 $\pm$ 1.2	7.1– 9.8	16.2	14.8
hetero. Flagellaten	77 $\pm$ 19	49– 99	14 $\pm$ 4	8– 17	139(148) $\pm$ 81(84)	17.9 (19.0) ( $\gamma$ )
% heterotrophe	2.8 $\pm$ 1.1	1.6– 4.5	13.2 $\pm$ 3.5	8.1– 17.6	6.7	31.1
% total	2.0 $\pm$ 0.6	1.2– 2.7	4.1 $\pm$ 1.0	2.7– 5.3	4.2	10.1
Ciliaten	339 $\pm$ 54	267– 393	24 $\pm$ 4	18– 28	56 $\pm$ 18	1.9
% heterotrophe	12.1 $\pm$ 1.8	9.4– 13.7	23.2 $\pm$ 2.9	19.4– 26.3	2.5	3.3
% total	8.6 $\pm$ 1.2	6.6– 9.6	7.3 $\pm$ 1.4	5.5– 8.7	1.6	1.1
Rotatorien	107 $\pm$ 49	37– 156	5 $\pm$ 2	2– 7	27 $\pm$ 15	1.1
% heterotrophe	3.8 $\pm$ 1.6	1.2– 5.5	4.8 $\pm$ 2.1	2.0– 7.4	1.2	1.9
% total	2.7 $\pm$ 1.2	0.9– 3.9	1.5 $\pm$ 0.6	0.7– 2.1	0.8	0.6
Crustaceen	1625 $\pm$ 245	1210–1811	33 $\pm$ 4	29– 38	1418 $\pm$ 612	10.3
% heterotrophe	57.2 $\pm$ 4.0	53.4– 63.5	32.1 $\pm$ 3.9	26.6– 35.6	63.9	17.9
% total	41.0 $\pm$ 4.7	32.9– 45.0	9.9 $\pm$ 1.1	8.9– 11.2	40.2	5.8
Heterotrophe % total	2750 $\pm$ 319 69.4 $\pm$ 5.2	2223–3017 60.4– 73.5	103 $\pm$ 7 31.1 $\pm$ 2.2	93–110 28.1– 33.6	2220 63.0	57.6 32.4
Autotrophe % total	1200 $\pm$ 146 30.6 $\pm$ 5.2	1086–1455 26.5– 39.6	227 $\pm$ 11 68.9 $\pm$ 2.2	215–239 66.4– 71.9	1305 37.0	120.2 67.6
Summe total	3950 $\pm$ 185	3677–4102	329 $\pm$ 9	321–345	3525 $\pm$ 723	177.8



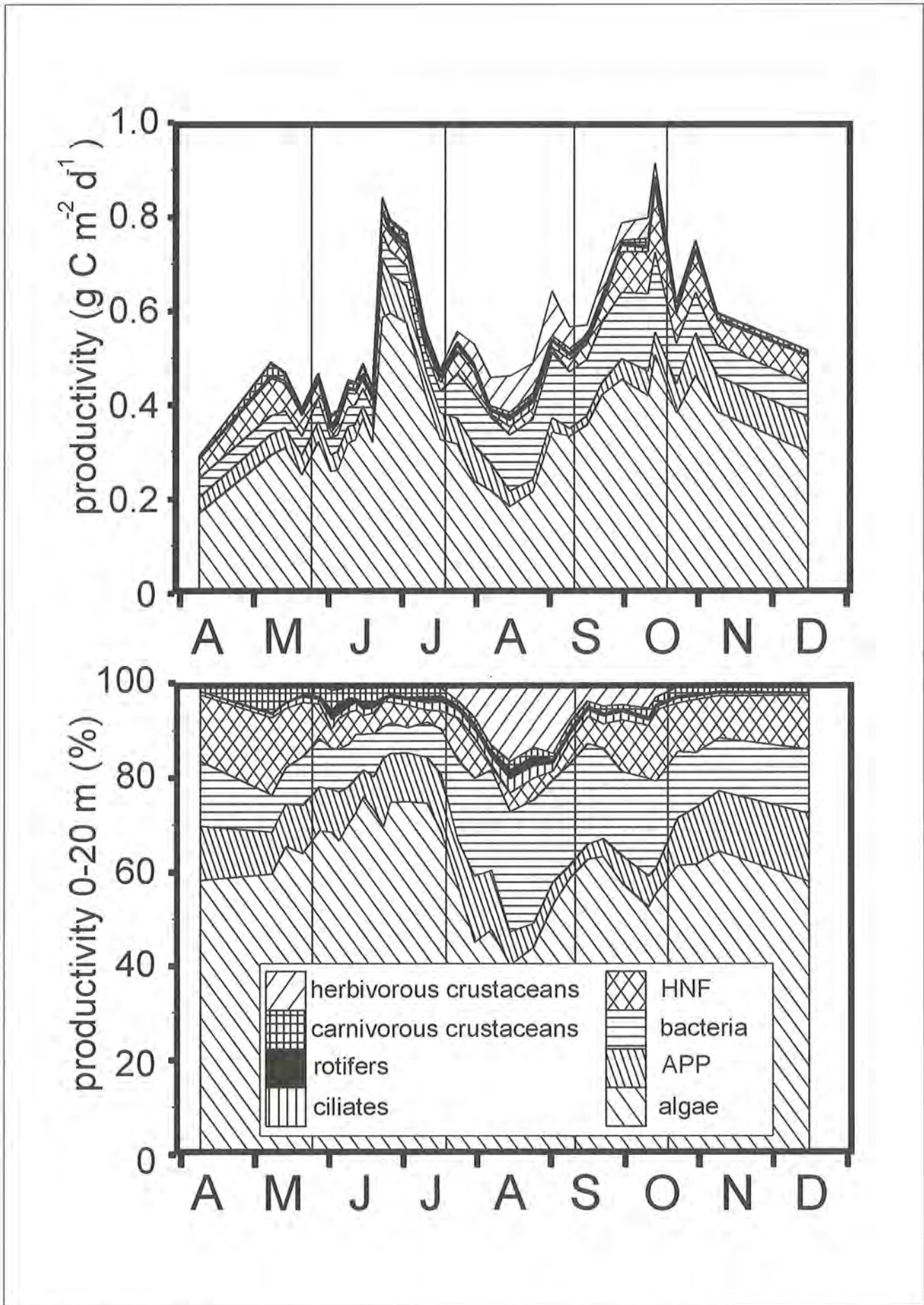


Abb. 68: Saisonaler Verlauf der Produktion in den obersten 20 m; Angegeben sind oben die nach P/B-Verhältnissen berechneten Absolutwerte ( $\text{g C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ) und unten die prozentuale Anteile verschiedener Organismengruppen.

Tab. 59: Tagesproduktionswerte der obersten 20 m: Mittelwert der Produktion über die Zeitreihe von April bis Dezember  $\pm$  Standardabweichung ( $\text{mg C m}^{-2}$ ), Variationskoeffizient (%), Minimum-Maximum ( $\text{mg C m}^{-2} \text{ d}$ ). Prozentuale Anteile der Planktongruppen  $\pm$  Standardabweichung (%), Minimum und Maximum der prozentualen Anteile. Der farblose Dinoflagellat *Gymnodinium helveticum* wurde hier zu den heterotrophen Flagellaten gestellt. Mikrozooplankton=Ciliaten+Rotatorien+HNF. Carnivore Crustaceen=Copepodit- und Adultstadien von *Cyclops abyssorum*.

Planktongruppe 0–20 m (n=32)	mittlere Produktion über die Zeitreihe			Produktionsanteile	
	Mw. $\pm$ Std. ( $\text{mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ )	Vk. (%)	Min.–Max. ( $\text{mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ )	Mw. $\pm$ Std. (%)	Min.–Max. (%)
Summe Phytoplankton	386 $\pm$ 105	27.3	204–708	69.5 $\pm$ 9.4	47.1–85.2
Phytopl. (excl. APP)	334 $\pm$ 94	28.2	171–595	60.0 $\pm$ 8.5	40.1–76.0
APP	52 $\pm$ 22	41.5	15–123	9.5 $\pm$ 3.4	2.7–14.6
Summe Bakterien	79 $\pm$ 40	50.5	33–169	14.1 $\pm$ 5.9	5.5–26.2
Summe Mesozooplankton	31 $\pm$ 24	77.2	5–103	5.7 $\pm$ 4.5	1.8–18.4
herbivore Crust.	20 $\pm$ 25	128.4	1– 95	3.5 $\pm$ 4.7	0.3–16.6
carnivore Crust.	12 $\pm$ 6	48.8	4– 25	2.2 $\pm$ 1.2	0.8– 5.1
Summe Mikrozooplankton	48 $\pm$ 26	54.6	5–137	8.8 $\pm$ 4.4	1.0–16.3
heterotr. Flagell.	7 $\pm$ 4	55.1	2– 14	1.2 $\pm$ 0.7	0.4– 3.0
Ciliaten	4 $\pm$ 3	64.3	0– 10	0.7 $\pm$ 0.5	0.1– 2.2
Rotatorien					
Gesamtproduktion	556 $\pm$ 129	23.3	293–913	–	–

Im langjährigen Mittel beträgt der Anteil carnivorer Formen im Bodensee 33.7  $\pm$  6.0 % (25.8–42.2 %) der Crustaceenbiomasse und 13.8  $\pm$  3.1 % (10.1–18.2 %) des Gesamtplanktons (Kohlenstoffbasis; STRAILE, pers. Mit.), wobei im Bodensee – nicht aber im Königssee – auch große Raubcladoceren (**Leptodora** und **Bythotrephes**) vertreten sind. Im mesotrophen Vierwaldstättersee machten die carnivoren Crustaceen 11–12 % der Gesamtbiomasse aus, im eutrophen Hallwilersee 3 % und im hocheutrophen Greifensee 6–9 % (Trockengewichtsbasis; BÜRGI et al., 1985). Im Königssee beträgt der Anteil der potentiell carnivoren Art **Cyclops abyssorum** 20.1 % (bezogen auf die obersten 20 m), bzw. 11.4 % (bezogen auf die gesamte Wassersäule 0–100 m).

Das durch die Crustaceen repräsentierte Mesozooplankton macht im Jahresdurchschnitt sowohl im Königssee als auch im Bodensee etwa zwei Fünftel der planktischen Gesamtbio­masse (und etwa drei Fünftel der heterotrophen Biomasse) aus. Dabei liegt auch die im Königssee 1992 erreichte absolute Biomasse im Bereich der im Bodensee 1987–1991 auftretenden Werte. In beiden Seen bestreitet das autotrophen Plankton rund ein Drittel der planktischen Gesamtbio­masse, wobei etwa ein Zehntel der Phytoplanktonbiomasse vom APP gestellt wird. Die APP-Abundanzen liegen im Königssee etwas höher als im Bodensee. Auch die Bakterienbiomasse und ihr Anteil von etwa einem Sechstel der Gesamtbio­masse und einem Viertel der heterotrophen Organismen war in beiden Seen vergleichbar. Unterschiede zwischen beiden Seen bestanden hauptsächlich hinsichtlich einiger heterotropher Gruppen. So war die Biomasse der heterotrophen Flagellaten im Königssee 1992 durchschnittlich doppelt so hoch und höher als alle im Bodensee 1981–1991 ermittelten Werte. Dies wurde z.T. durch die der Biomasseberechnung

zugrundegelegten Annahmen verursacht. Ausgeprägter waren die Unterschiede bezüglich der durchschnittlichen Ciliaten- und Rotatorienbiomasse. Erstere lag im Bodensee um den Faktor sechs, letztere um den Faktor vier über den Werten des Königssees. Entsprechend niedriger waren im Königssee auch die Anteile beider Gruppen an der Gesamt- und der heterotrophen Bio­masse.

Die nach den Angaben von SIEBECK (1985) berechneten P/B-Verhältnisse des Phytoplanktons des Königssees von 0.19–0.41  $\text{d}^{-1}$  und 0.25  $\text{d}^{-1}$  im Mittel liegen deutlich unter den Werten des Bodensees (0.54–0.88  $\text{d}^{-1}$  im Frühjahr und Sommer nach GAEDKE & STRAILE, 1994; im Mittel 0.53  $\text{d}^{-1}$  nach GELLER et al., 1991; 0.52–0.57  $\text{d}^{-1}$  Jahresmittelwerte 1987–1991 nach STRAILE, pers. Mit.).

Maximale P/B-Werte werden im Bodensee im späten und frühen Sommer im Königssee jedoch erst im Sommer und Herbst erreicht. Entsprechend liegt die mittlere Turnover-Rate des Phytoplanktons im Königssee – bei vergleichbaren Biomassen – doppelt so hoch wie im Bodensee (im Jahresdurchschnitt 4 vs. 2 Tage).

Da die jahresdurchschnittliche Phytoplanktonbiomasse 1992 mit 1132  $\text{mg C m}^{-2}$  (551–1815  $\text{mg C m}^{-2}$ ; 0–20 m; ohne APP) deutlich höher lag als 1978–1980, als ein Durchschnittswert von 750  $\text{mg C m}^{-2}$  bestimmt wurde (SIEBECK, 1985), übertraf auch die Jahresprimärproduktion 1992 mit 120  $\text{g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  den von SIEBECK (1985) für 1978–1980 angegebenen Wert von 77  $\text{g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  um etwa 50 %.

Der Königssee ist damit ein oligotrophes Gewässer, obgleich einige Parameter einen Übergang zum mesotrophen Zustand andeuten. Mesotrophe Seen werden nach KLAPPER & KOSCHEL (1985) u.a. durch eine jährliche Primärproduktion von 120–250  $\text{g C m}^{-2} \text{ a}$ , eine Phytoplanktonbiomasse 1.5–5.0  $\text{cm}^3 \text{ m}^{-3}$  (entspr.



3,3–11 g C m<sup>-2</sup> in 0–20 m), eine Zooplanktonbiomasse 0,1–0,3 g Tg m<sup>-3</sup> (entspr. 1–3 g C m<sup>-2</sup> bezogen auf 0–20 m), Phosphat-Konzentrationen 5–10 µgP l<sup>-1</sup> (SRP) und Minima der Secchi-Tiefen 4–6 m gekennzeichnet, die Werte für oligotrophe Seen sind entsprechend kleiner (Secchi-Tiefe größer), die für eutrophe Seen größer (Secchi-Tiefe kleiner).

Besonders die Primärproduktionswerte und die Secchi-Tiefen deuten also auf einen Übergang zum mesotrophen Zustand hin, während die Phytoplanktonbiomasse auch 1992 noch weit unter dem Grenzwert liegt. Die mittlere Zooplanktonbiomasse (382–2866 mg C m<sup>-2</sup>, im Mittel 1418 mg C m<sup>-2</sup>) liegt im mesotrophen Bereich, wenn die Biomasse aller Mesozooplankter auf die obersten 20 m bezogen wird, nicht wenn die obersten 30 m als Bezugsvolumen gewählt werden (entsprechend liegen auch die Biomassespitzen des Zooplanktons bei der Wahl eines Bezugsvolumens von weniger als 60 m im mesotrophen Bereich).

Im mesotrophen Bodensee beträgt die jährliche Primärproduktion dahingegen etwa 300 g C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> (bruttowerte für 1980–1989 nach TILZER et al., 1991; in Tab. 58 sind Netto-Werte für die Untersuchungsjahre 1987–1991 nach STRAILE pers. Mit. aufgeführt).

Die Produktionswerte des mesotrophen Piburger Sees liegen zwischen denen von Königssee und Bodensee (201 g C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> nach SIEBECK, 1985).

Die Produktivität des Königssees liegt 1992 im selben Bereich wie die des oligotrophen Attersees (108 g C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>; nach Siebeck, 1985) oder des oligotrophen Stechlinsees (95 g C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> nach KOSCHEL, 1985) und rangiert nach wie vor weit über der des ultraoligotrophen Lake Tahoe (60 g C m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>; nach Siebeck, 1985). Die Primärproduktion erreicht im Königssee wie auch im Bodensee etwa den doppelten Wert der Sekundärproduktion, während das Biomasseverhältnis umgekehrt liegt.

Die prozentuale Verteilung der heterotrophen Produktion folgt im Bodensee weitgehend der Verteilung der Biomasse (STRAILE, 1994). Nur die HNF und besonders die Ciliaten haben im Vergleich zu ihren Biomasseanteilen sehr viel höhere Anteile der Produktivität (STRAILE, 1994). Bei der Betrachtung der Sekundärproduktionswerte des Königssees ist zu beachten, daß diese auf Annahmen basieren, die von anderen Seen übernommen wurden, so daß die absoluten Werte nur orientierenden Charakter haben können. Die Primärproduktionswerte sind hingegen mit Königssee-spezifischen P/B-Verhältnissen (SIEBECK, 1985) berechnet worden. Mit dieser Einschränkung läßt sich die Aussage treffen, daß der oben angesprochene Zusammenhang von Biomasse- und Produktionsentwicklung im Bodensee in dieser Weise im Königssee nicht besteht: Die prozentualen Biomasse- und Produktionsanteile einzelner Gruppen an der Biomasse- bzw. Produktionssumme der heterotrophen Organismen sind hochsignifikant voneinander unterschieden (p < 0,0005). Hierbei liegt der Anteil an der Biomasse für die Crustaceen höher als der Produktionsanteil. Für Bakterien, Flagellaten, Ciliaten und Rotatorien ist der Anteil an der heterotrophen Produktion deutlich höher als an der Biomasse. Diese Ver-

schiebung der Proportionen spiegelt einerseits die der Produktionsberechnung (Bakterien, HNF und Crustaceen) zugrundeliegende Annahme höherer P/B-Verhältnisse in der warmen Jahreszeit (Phase III und IV) wieder und ist andererseits Folge des vom Bodensee unterschiedenen Arteninventars des Königssees. So wird das Mesozooplankton des Königssees durch die sehr langsam wachsende (WÖLFL, 1991) Art *Cyclops abysorum* dominiert.

Die Gesamtbiomasse des Planktons der obersten 20 m lag 1992 mit durchschnittlich 3,5±0,7 g C m<sup>-2</sup> im Königssee nur geringfügig unter den 1987–1991 im Bodensee vorliegenden Werten von 4,0±0,2 g C m<sup>-2</sup>. Die meisten Organismengruppen (Bakterien, Phytoplankton, APP, Crustaceen) erreichten in beiden Gewässern nahezu identische Biomassewerte. Unterschiede ergaben sich vor allem für drei heterotrophe Gruppen: Rotatorien und Ciliaten erreichten im Bodensee vier- bis sechsmal höhere Biomassewerte als im Königssee. HNF haben im Königssee höhere „standing-stock“-Werte, dieser Unterschied bedarf weiterer Untersuchung, um die Biomasseberechnung der HNF zu verbessern.

Während die heterotrophe Produktion im Bodensee im Klarwasserstadium von den herbivoren Crustaceen dominiert wird, sind es während der Frühjahrsblüte besonders die Ciliaten, die die höchsten Produktionsraten der heterotrophen Organismen aufweisen (STRAILE, 1994). Wird die Ciliatenproduktion mit der Formel von MONTAGNES et al. (1988) berechnet, in welche Körpergröße und Temperatur eingehen (Maximalschätzung), dann dominiert diese Gruppe auch im Sommer häufig die Sekundärproduktion (STRAILE, 1994). Da für den Bodensee gesichert ist, daß die Ciliaten außerhalb des Frühjahrs nahrungslimitiert sind (MÜLLER et al., 1991) werden diese hohen Sommeranteile von STRAILE (1994) auf 20 % der berechneten Werte korrigiert. Im Bodensee sind Ciliaten besonders wichtige herbivore Grazer, dies gilt vor allem während der Frühjahrsblüte aber trotz Nahrungslimitierung auch im Sommer. Während des Klarwasserstadiums dominieren herbivore Crustaceen, die neben dem Phytoplankton auch die HNF, Ciliaten und Rotatorien dezimieren. Für den Rückgang der herbivoren Crustaceen werden Nahrungsmangel und Fraßdruck durch carnivore Crustaceen verantwortlich gemacht. Hervorzuheben ist der schon bei den Biomasseverhältnissen angesprochene geringe Anteil von Ciliaten und Rotatorien im Königssee. Rotatorien erreichen im Königssee 2 % der heterotrophen Produktion, der Anteil dieser Gruppe ist mit 5 % auch im Bodensee verhältnismäßig gering. Bei den Ciliaten, die im Bodensee durchschnittlich ein Viertel der heterotrophen Produktion bestreiten, im Königssee aber nur ein Dreißigstel, wird der Unterschied zwischen den beiden Seen, aber auch die Abhängigkeit von der Berechnungsmethode deutlich. In die Berechnung der Produktionswerte dieser beiden Gruppen gingen neben den (gemessenen) Biomassekonzentrationen Annahmen zur Allometrie und zur Tem-

peraturabhängigkeit der Wachstumsraten ein. Diese beiden Faktoren lassen einen gegenläufigen Trend erwarten: die im Königssee niedrigeren Temperaturen sollten zu niedrigeren Wachstumsraten führen, wohingegen die im Königssee überwiegenden kleinen Individuen/Arten eher höhere Wachstumsraten erwarten lassen.

Die Berechnung der Rotatorienproduktivität erfolgte nach STEMBERGER & GILBERT (1985 a) unter der Annahme, daß die maximale individuelle Tagesproduktion proportional zur Körpergröße ist, mit steigender Körpergröße aber relativ abnimmt (Exponent 0.381). Die Temperatur wird hier durch die Umrechnung der bei 19°C geltenden Formel mit einem  $Q_{10}$ -Wert von zwei auf die Temperatur im See vergleichsweise schwach berücksichtigt. Die Unterschiede der Rotatorienproduktivität waren dann in beiden Seen auch direkt proportional zum Unterschied der Biomasse, die P/B-Werte waren nahezu identisch (P/B Rotatorien: 0.147 d<sup>-1</sup> im Königssee und 0.093–0.160 d<sup>-1</sup>, 0.134 d<sup>-1</sup> im Mittel im Bodensee).

Die P/B-Werte der Ciliaten waren dagegen in beiden Seen unterschiedlich (P/B Ciliaten: 0.118 d<sup>-1</sup> im Königssee und 0.185–0.200 d<sup>-1</sup> im Mittel 0.193 d<sup>-1</sup> im Bodensee). Die geringen P/B-Verhältnisse im Königssee folgen aus der unterschiedlichen Temperaturen und Größenverteilung und der Annahme über die Nahrungsversorgung der Ciliaten: Für den Bodensee wurde unlimitiertes Wachstum während der Frühjahrsblüte und für den Königssee ganzjährig aber schwächer limitiertes Wachstum angenommen (20 % der mit der Formel von MONTAGNES et al., 1988, berechneten Produktionswerte außerhalb des Frühjahrs im Bodensee und durchgängig 25 % der berechneten Werte im Königssee vgl. STRAILE, 1994). Ausschlaggebend für den geringen Anteil der Ciliatenproduktion an der Gesamtproduktion des Königssees war aber deren geringe Biomasse: der Anteil

der Ciliaten an der Gesamtproduktion würde maximal  $4.6 \pm 2.5$  % betragen, wenn die Formel von MONTAGNES et al. (1988) ohne Korrektur angewendet würde und  $2.3 \pm 2.0$  % wenn die für den Bodensee gemachten Annahmen übernommen würden.

Während das pelagische Nahrungsnetz des Bodensees im Winter und Frühjahr drei trophische Ebenen umfaßt (Phytoplankton, herbivore Crustaceen und vertebrale Carnivore=Fische) wird die Struktur im Sommer um eine Ebene, die invertierten Carnivoren, erweitert (STRAILE, 1994). Solche saisonale Umstrukturierung der Biozönose war im Königssee nicht zu beobachten.

Die für den Königssee aus P/B-Verhältnissen geschätzte Jahresproduktion des Planktons der euphotischen Zone lag 1992 mit  $178 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  etwa um die Hälfte unter der des Bodensees (1987–1991:  $329 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ). Die Produktion des Phytoplanktons machte in beiden Seen zwei Drittel der Gesamtproduktion aus (im Königssee  $103 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  zuzügl.  $17 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  für das APP). Die Phytoplanktonproduktion des Königssee war damit 1992 deutlich höher als 1978–1980 ( $77 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ), der Königssee steht hiernach an der Grenze zur Mesotrophie.

#### 4.2.2.1 Phytoplankton: Änderungen im Arteninventar

Die in den Jahren 1978–1980 von der Arbeitsgruppe von Professor SIEBECK durchgeführte erste qualitative und quantitative planktologische Untersuchung des Königssees ergab für das Phytoplankton einen Bestand von 49 Arten. Werden zum Vergleich mit der vorliegen-

**Tab. 60: Zusammensetzung des Phytoplanktons: Artenzahl der Klassen und in Klammern die Rangordnung nach der Biomasse (Im Königssee 1992 an dritter Stelle zwei Klassen mit sehr ähnlichen Biomasseanteilen, vgl. Tab. 17). Trophische Charakterisierung der Seen nach MOOG (1982 a), Phytoplanktondaten vom Königssee: SIEBECK (1985) und diese Untersuchung; Attersee: MOOG (1980 & 1982 b), KOTS & MOOG (1981); Mondsee: SCHWARZ (1979); Fuschlsee: PUM (1980, 1981 & 1982).**

	Königssee 1978–1980 oligotr.	Königssee 1992 oligotr.	Attersee 1979 oligotr.	Attersee 1980 oligotr.	Mondsee 1978 mesotr.	Fuschlsee 1979 eutroph	Fuschlsee 1980 mesotr.	Fuschlsee 1981 oligotr.
Cyanophyceae	2	4 (2)	9	11	7 (1)	1 (1)	3 (1)	3 (1)
Cryptophyceae	4 (3)	4	4 (2)	4 (3)	6	4	7	7
Dinophyceae	6	6 (3)	5 (3)	5	5 (2)	6	5 (3)	7 (3)
Chlorophyceae	9	18	12	17 (2)	10	5	12	12
Conjugatophyceae	3	6	1	1	2	0	2	1
Bacillariophyceae	8 (1)	14 (1)	16 (1)	18 (1)	12 (3)	28 (3)	25 (2)	17 (2)
Chrysophyceae	14 (2)	13 (3)	5	6	5	3 (2)	3	11
Haptophyceae	1	1	0	0	0	0	0	0
Prasinophyceae	0	1	0	0	0	0	0	0
Euglenophyceae	0	0	0	0	0	0	1	1
Xantophyceae	0	0	0	0	0	0	0	1
Gesamtzahl	47	67	52	62	47	47	58	60



den Untersuchung einige Umgruppierungen vorgenommen (**Spirogyra spec.** wird von den submersen Mesophyten zum Plankton und drei begeißelte Formen von den Chrysophyceae bzw. Cryptophyceae zu den heterotrophen Flagellaten gestellt: **Salpingoeca frequentissima**, **Bikosoeca lacustris** und **Katablepharis spec.**), dann hat sich das Arteninventar von 1978–1980 auf 1992 von 47 auf 67 Arten erhöht. Die meisten neu hinzu getretenen Arten hatte geringe Abundanzen oder waren erst bei Verwendung epifluoreszenzmikroskopischer Techniken erkennbar (**Synechococcus spec.**, **Cosmarium spec.**). Aus der höheren Artenzahl ist also nicht unbedingt eine strukturelle Veränderung des Ökosystems zu folgern. Eine Erhöhung der Artenzahl ohne Änderung der Dominanzverhältnisse bei weiteren Untersuchungen war bereits von SIEBECK (1985) auch bei unveränderter Nährstoffversorgung erwartet worden. Die Änderungen betrafen vor allem die Bacillariophyceae, Chlorophyceae, Conjugatophyceae und Cyanophyceae (vgl. Tab. 60).

Zu den acht bereits 1978–1980 vorhandenen Arten der Klasse Bacillariophyceae traten 1992 sechs weitere hinzu. Abgesehen von **Stephanodiscus spec.** (290 mg C m<sup>-2</sup> in 0–100 m) erreichte keine dieser neuen Arten durchschnittliche Biomassewerte von 1 mg C m<sup>-2</sup>.

Die Klasse Cyanophyceae wurde 1992 durch die 1978–1980 noch nicht beprobten APP-Form **Synechococcus spec.** dominiert. Daneben traten drei weitere Arten auf, von denen **Aphanothece spec.** bereits 1978–1980 vertreten war, **Coelosphaerium kutzingianum** wurde 1992 nicht gefunden. Die Artenzahl erhöhte sich von zwei auf vier.

Die Artenliste der Chrysophyceae war 1992 gegenüber 1978–1980 im wesentlichen unverändert. Vier der fünf von SIEBECK (1985) differenzierten **Dinobryon**-Arten wurden bei der Routinezählung 1992 zusammengefaßt und nur **D. borgei** wurde als Art gezählt. **Chrysochromulina parva** wurde als Klasse Haptophyceae geführt und **Salpingoeca frequentissima** und **Bikosoeca lacustris**, wie erwähnt, als Choanoflagellaten zu den HNF gestellt. Anstelle von **Mallomonas alpina** wurde **M. tonsurata** bestimmt und **Chrysolynos plancticus** wurde 1992 nicht gefunden. Unter Berücksichtigung der Umgruppierungen traten 1992 13 anstelle von 14 1978–1980 vorhandenen Arten auf.

Die Klasse Dinophyceae war 1992 wie bereits 1978–1980 durch sechs Arten vertreten. Bis auf **Glenodinium spec.**, das 1992 anstelle von **Gymnodinium spec.**, auftrat war die Zusammensetzung der Gruppe unverändert.

Unter den Cryptophyceae war die 1978–1980 nur durch **R. lacustris** vertretene Gattung **Rhodomonas** 1992 zusätzlich durch **R. minuta** vertreten. Die beiden **Cryptomonas** Arten blieben unverändert. **Cryptaulax spec.** wurde nicht mehr gefunden und **Katablepharis** zu den heterotrophen Flagellaten gestellt. Damit war die Gesamtartenzahl der Gruppe unverändert.

Die Anzahl der Chlorophyceen Arten verdoppelte sich von 1978–1980 auf 1992. Von den neun 1978–1980 aufgetretenen Arten wurden **Paramastix conifera** und **Scourfielda complanata** 1992 nicht mehr gefunden.

Die sieben bereits 1978–1980 vorhandenen Arten stellten auch 1992 mit 63 % den überwiegenden Teil der Chlorophyceenbiomasse (0–100 m). Von den elf neu aufgetretenen Arten waren besonders **Chlorella spec.** (22 %) und drei **Scenedesmus**-Arten (8 %) von Bedeutung.

1992 traten sechs Arten der Klasse Zygnematophyceae auf, darunter die 1978–1980 bei den submersen Mesophyten geführte **Spirogyra spec.** Unter den neu hinzugekommenen Arten war besonders eine kleine **Cosmarium**-Form wichtig, die 86 % der Biomasse der Klasse stellte.

Als neue Klassen wurden 1992 die Prasinophyceae mit der Art **Platymonas cordiformis** und die Haptophyceae mit der Art **Chrysochromulina parva** geführt.

Die besondere Stellung der Chrysophyceae als artenreichste Klasse des Königssee-Phytoplanktons kann für 1992 nicht aufrechterhalten werden. Die Chrysophyceae (13 Arten) teilten sich mit den Bacillariophyceae (14 Arten) den zweiten Platz hinter den Chlorophyceae (18 Arten). Erhalten blieb 1992 aber die dominierende Stellung der Bacillariophyceae bezüglich der Phytoplanktonbiomasse (fast durchgängig >50%). Bei insgesamt ähnlicher Artenzahl teilt der Königssee diese Eigenschaft z.B. mit dem ebenfalls oligotrophen Attersee (MÜLLER, 1979; MOOG, 1980 & 1982 b; KOTS & MOOG, 1981). An zweiter Stelle in der Reihenfolge der Biomasseanteile folgen 1992 die Cyanophyceae, die bis zu einem Drittel der Phytoplanktonbiomasse stellen. Der hohe Anteil dieser Gruppe wurde wesentlich durch die Anwendung epifluoreszenzmikroskopischer Techniken bei der Untersuchung des APP aufgedeckt. Ohne **Synechococcus spec.** hätte der Anteil der Cyanophyceae auch 1992 wie bereits 1978–1980 unter 5 % gelegen. Die Artenzahl der Cyanophyceae war auch 1992, etwa im Vergleich zum Attersee, sehr gering. Chrysophyceae, die 1978–1980 den zweithöchsten Biomasseanteil gestellt hatten, folgten 1992 gemeinsam mit den Dinophyceae erst an dritter Stelle. Wie bereits 1978–1980 bauten die Chrysophyceae besonders in den frühen Sommermonaten (April bis Juli) hohe Biomassen auf und waren später kaum mehr vertreten, ihre Biomasseentwicklung verlief weitgehend parallel zur Entwicklung der gesamten Phytoplanktonbiomasse (Variationskoeffizient der Biomasse [111 %] >V<sub>k</sub>. des prozentualen Anteils [93 %]). Die Biomasse der Dinophyceae war hingegen nahezu konstant, so daß diese Gruppe besonders während des sommerlichen Phytoplanktonminimums hohe Biomasseanteile erreichte (Variationskoeffizient des prozentualen Anteils [40 %] >V<sub>k</sub>. der Biomasse [23 %]). D.h. die Chrysophyceae erreichten zwar im Durchschnitt der Vegetationsperiode etwas höhere Biomassewerte (239 mg C m<sup>-2</sup> in 0–100 m, vgl. Tab. 17) als die Dinophyceae (188 mg C m<sup>-2</sup>), da letztere aber auch während des sommerlichen Phytoplanktonminimums hohe Biomassewerte aufrechterhielten, erreichten sie im Durchschnitt höhere prozentuale Anteile (12 vs. 9 %, vgl. Tab. 17). Diese vier Phytoplanktonklassen (Bacillariophyceae, Cyanophyceae, Chrysophyceae und Dinophyceae) stellten zusammen durchschnittlich 90 % der Phytoplanktonbiomasse.



Tab. 61: Biomasseentwicklung des Phytoplanktons über die Zeit: Für den Königssee, den Attersee (z.T. zwei Meßstationen, Weyregg und Unterach), den Mondsee und den Fuschlsee. Frühjahrs-Maximum, Sommer-Minimum und Herbst-Maximum (Biomasse in  $g\ C\ m^{-2}$  in Klammern Monat); Verhältnis von Frühjahrs-Maximum zu Sommer-Minimum, Herbst-Maximum zu Sommer-Minimum und Frühjahrs- zu Herbst-Maximum sowie wichtige Algenklassen während der Maxima. Literatur: Königssee: SIEBECK (1985) und diese Untersuchung; Attersee: MÜLLER (1979); MOOG (1980 & 1982 b), KOTS & MOOG (1981); Mondsee: SCHWARZ (1979 & 1981); Fuschlsee: PUM (1980, 1981 & 1982).

See	Jahr	Frühjahrs-Maximum	Sommer-Minimum	Herbst-Maximum	Früh./Somm.	Herb./Somm.	Früh./Herb.	Frühjahr-arten	Herbst-arten
Königssee	1992	2.1 (06)	0.6 (08)	1.5 (10)	3.5	2.5	1.4	Baci.Chry.Cya	Baci.Cryp.Cyan.
Königssee	1980	1.6 (05)	0.6 (10)		2.7	-	-	Baci.Chry.	
Königssee	1979	3.4 (05)	0.2 (09)	0.5 (12)	17.0	2.5	6.8	Baci.Chry.	Baci.Chlo.
Königssee	1978	1.0 (06)	0.4 (12)		2.5	-	-	Baci.	
Attersee	WE 81	2.5 (03)	0.6 (08)	1.2 (10)	4.2	2.0	2.1	Baci	Baci.Cyan.Dino.
Attersee	WE 80	1.7 (03)	-	2.5 (12)	-	-	0.7	Baci.	Baci.
Attersee	WE 79	3.5 (07)	0.7 (08)	5.1 (12)	5.0	7.3	0.7	Dino.Crypt.	Baci.Dino.Cryp.
Attersee	WE 78	3.0 (04)	0.3 (07)	2.8 (10)	10.0	9.3	1.1	Baci.	Baci.
Attersee	UA 78	2.5 (05)	0.8 (08)	3.4 (10)	3.1	4.3	0.7	Baci.Cya.	Baci.
Attersee	WE 76	2.5 (05)	0.7 (08)	1.4 (11)	3.6	2.0	1.8	Baci.	Baci.Cya.
Attersee	UA 76	4.2 (05)	0.9 (08)	1.9 (11)	4.7	2.1	2.2	Baci.	Baci.Cya.
Attersee	WE 75	1.7 (06)	0.8 (08)	1.6 (09)	2.1	2.0	1.1	Baci.Din.	Cya.Chl.Din.
Attersee	UA 75	2.2 (07)	1.6 (09)	1.7 (11)	1.4	1.1	1.3	Baci.Din.Cya.	Cya.Cya.
Mondsee	1978	16.5 (06)	6.6 (08)	8.4 (09)	2.5	1.3	2.0	Cya.	Dino.Cya.Baci.
Mondsee	1980	34.1 (06)	31.2 (07)	56.3 (10)	1.1	1.8	0.6	Cya.Baci.	Cya.Baci.Dino.
Fuschlsee	1981	5.1 (07)	2.2 (10)	2.6 (11)	2.3	1.2	2.0	Cya.(Baci.)	Cya.(Baci.)
Fuschlsee	1980	13.2 (05)	1.3 (12)		10.1	-	-	Cya.Baci.	Cya.Baci.
Fuschlsee	1979	19.3 (07)	3.8 (10)	4.6 (11)	5.1	1.2	4.2	Cya.Crys.	Baci.Cya.

Im mesotrophen Mondsee treten **Dinobryon**-Arten zwar auch bei einsetzender thermischer Schichtung auf, zur Ausbildung von Blüten kommt es jedoch erst im Anschluß oder während des Zusammenbruchs von Bacillariophyceenblüten, bei dem organische Substanzen freigesetzt werden, die als Chelatbildner für Eisenionen dienen können (DOKULIL & SKOLAUT, 1991). Ein solcher Zusammenhang scheint im Königssee so nicht gegeben zu sein, **Dinobryon** gehört hier zu den ersten Algenarten, die ein Maximum ausbilden. Nur 1980 ging dem ein Maximum von **Synedra nana** voraus. Möglicherweise ist die potentiell phagotrophe Gattung **Dinobryon** (BIRD & KALFF, 1986 & 1987) im zeitigen Frühjahr bei noch geringer Sonneneinstrahlung im Vorteil. Im Gegensatz zum Mondsee (DOKULIL & SKOLAUT, 1991) konnte aber im Königssee keine Abnahme der Bakterienabundanz während der Blüte von **Dinobryon** beobachtet werden.

Der Biomasseanteil der artenreichsten Gruppe, der Chlorophyceae, war im Königssee 1992 mit maximal 2 % äußerst gering. Mit Biomasseanteilen von bis über 50 % kann diese Klasse im oligotrophen Attersee an zweiter Stelle nach den Bacillariophyceae folgen (KOTS & MOOG, 1981). Auch im Königssee können die Chlorophyceae Biomasseanteile bis zu 20 % erreichen (SIEBECK, 1985). Auch die Cryptophyceae, die 1992 Biomasseanteile von 17 % nicht überschritten, können im Königssee höhere Anteile erreichen (bis ein Drittel 1978–1980). Im Attersee steht diese Gruppe an zweiter bis dritter Stelle (MOOG, 1980; KOTS & MOOG, 1981). Die Cryptophyceae erreichten 1992 von August bis Oktober hohe Biomassewerte und prozentuale Anteile und waren im November/Dezember rückläufig, wohingegen

sie 1979–1980 durchgängig von August bis März hohe prozentuale Anteile hatten.

Die Gesamtbiomasse des Phytoplanktons der obersten 20 m lag 1992 gegenüber 1978–1980 (SIEBECK, 1985) bei etwas erhöhtem Durchschnittswert (1.3 vs. 0.8  $g\ C\ m^{-2}$ ) im wesentlichen im selben Bereich (1992: 0.7–2.1; 1978–1980: 0.2–3.4). Im oligotrophen Attersee wurden im Zeitraum 1975–1981 vergleichbare Biomassewerte (etwa 0.5–5.0  $g\ C\ m^{-2}$ ) erreicht (MÜLLER, 1979; MOOG, 1980 & 1982 b, KOTS & MOOG, 1981). Im 1979 und 1980 als eu- bzw. mesoeutroph eingeschätzten Fuschlsee (MOOG 1982 a) lagen dahingegen Biomassen bis knapp 20  $g\ C\ m^{-2}$  vor und nur selten wurde hier die Maximalwerte des Königssees unterschritten (Mittelwerte 4.4 bzw. 5.1  $g\ C\ m^{-2}$ ; PUM, 1980; 1981 & 1982). Im mesotrophen Mondsee traten in dieser Zeit Biomassewerte von 4–34  $g\ C\ m^{-2}$  auf.

Die durchschnittliche Phytoplanktonbiomasse in der euphotischen Zone war mit 65  $\mu g\ C\ l^{-1}$  war 1992 etwas höher als 1978–1980 (40  $\mu g\ C\ l^{-1}$ ) und lag im selben Bereich wie die des Bodensees (1987–1991: 60  $\mu g\ C\ l^{-1}$ ). Deutlicher als 1978–1980 war 1992 im Königssee eine zweigipflige, durch ein Frühjahrs- und ein Herbst-Maximum charakterisierte Phytoplanktonentwicklung zu erkennen, wie sie auch für andere oligotrophe Seen (z.B. Attersee) typisch ist. Mehr als die Hälfte der Phytoplanktonbiomasse wurde im Durchschnitt der Vegetationsperiode von Diatomeen gestellt, an zweiter Stelle folgten Cyanophyceen (vor allem APP) und den dritten Platz teilten sich Chryso- und Dinophyceen. Bei einem Bestand von insge-



samt 67 Arten waren Chlorophyceae (18 Arten), Diatomeen (14) und Chrysophyceen (13) die artenreichsten Gruppen.

Im Anschluß an die Frühjahrszirkulation bildete die Phytoplanktonbiomasse des Königssees 1978–1980 jeweils ein Maximum zwischen April und Juli, ein Herbst-Maximum fehlt wegen der sehr spät einsetzenden Herbstzirkulation meist (SIEBECK, 1985). 1979 und dann wieder 1992 ist ein leichter herbstlicher Wiederanstieg der Biomasse zu beobachten, der das sommerliche Minimum um den Faktor 2.5 übersteigt. Da das Frühjahrs-Maximum in den meisten Jahren (außer 1979 infolge einer extremen **Uroglena**-Blüte) auch nicht sehr viel deutlicher vom sommerlichen Minimum abgesetzt ist (Faktor 2–4 im Extremfall knapp 20), kann die Phytoplanktonentwicklung des Königssees als zumindest zeitweise zweigipflig bezeichnet werden. Eine solche zweigipflige Phytoplanktonentwicklung findet sich auch in verschiedenen Vergleichsseen des Salzkammerguts (vgl. Tab. 61).

Während die Frühjahrs-Maxima im Königssee typischerweise gemeinsam vor allem von Bacillariophyceae und Chrysophyceae gebildet werden, setzen sich die 1979 und 1992 beobachteten herbstlich/winterlichen Maxima hauptsächlich aus Bacillariophyceae zusammen. Die Frage, ob diese Gruppe in der Lage ist, ein herbstliches Maximum auszubilden, hängt nicht zuletzt von der vorangegangenen Bacillariophyceenentwicklung bzw. den dadurch beeinflussten Silikat-Konzentrationen ab.

1978 ging die Silikat-Konzentration im oberflächennahen Bereich von über  $1200 \mu\text{g SiO}_2\text{-Si l}^{-1}$  im April auf weniger als  $200 \mu\text{g SiO}_2\text{-Si l}^{-1}$  zurück und erst im November/Dezember, mit zunehmender Durchmischungstiefe, erfolgte ein Wiederanstieg der Silikat-Konzentration. 1979 lagen die Ausgangskonzentrationen mit  $400\text{--}800 \mu\text{g SiO}_2\text{-Si l}^{-1}$  im April und Mai deutlich niedriger. Nach einem ausgeprägten Biomasse-Maximum im Mai (ca. ein Viertel **Cyclotella** und zur Hälfte **Uroglena**) trat ein Minimum der Silikat-Konzentration (weniger als  $200 \mu\text{g SiO}_2\text{-Si l}^{-1}$ ) im August auf. Im Herbst nahmen die Werte zu, bis im Dezember etwa  $500\text{--}1000 \mu\text{g SiO}_2\text{-Si l}^{-1}$  vorlagen. Am Biomasse-Maximum im Dezember 1979 waren **Cyclotella**-Arten bei insgesamt steigendem Bacillariophyceenanteil wesentlich beteiligt. 1980 trat ein Silikat-Minimum (weniger als  $200 \mu\text{g SiO}_2\text{-Si l}^{-1}$ ) wieder im August auf, und steigende **Cyclotella**-Abundanzen bei Untersuchungsende lassen ein winterliches Bacillariophyceenmaximum für 1980 zumindest nicht ausgeschlossen erscheinen. 1992 lagen im oberflächennahen Bereich von April bis Mai  $200\text{--}500 \mu\text{g SiO}_2\text{-Si l}^{-1}$  vor. Nachdem die Algenblüten von Mai/Juni zusammengebrochen war, wurde im Juli eine Silikat-Konzentration von  $120 \mu\text{g SiO}_2\text{-Si l}^{-1}$  gemessen. Leider liegen keine Silikat-Werte für August bis Oktober vor, die Silicium-Konzentration im November ist jedoch mit  $61 \mu\text{g SiO}_2\text{-Si l}^{-1}$  extrem niedrig. Inwieweit vor dem Einsetzen des Herbst-Maximums des Phytoplanktons im Oktober ein Wiederanstieg der Silikat-Konzentration im oberflächennahen Bereich erfolgte, läßt sich nicht

klären. Die Entwicklung der Siliciumkonzentration ähnelt 1992 eher der von 1978, als erst bei zunehmender Durchmischungstiefe die Siliciumkonzentrationen im oberflächennahen Bereich anstiegen. Eindeutiger ist der Zusammenhang zwischen dem Zusammenbruch der Bacillariophyceenblüte und der Siliciumkonzentrationen in größerer Tiefe: MOOG (1980) beschreibt die Verhältnisse im oligotrophen Attersee, dessen Phytoplankton wie das des Königssees in starkem Maße von Bacillariophyceen dominiert wird (MÜLLER, 1979; MOOG 1980 & 1982; KOTS & MOOG, 1981). Im Frühjahr fallen die Siliciumkonzentrationen in der euphotischen Zone von  $500\text{--}800 \mu\text{g SiO}_2\text{-Si l}^{-1}$  auf Werte unter  $200 \mu\text{g SiO}_2\text{-Si l}^{-1}$  (etwa im Mai), während gleichzeitig die Diatomeenbiomasse ansteigt. Unterhalb der euphotischen Zone steigt die Silikat-Konzentration mit der Tiefe an, und Werte kleiner  $500 \mu\text{g SiO}_2\text{-Si l}^{-1}$  treten fast nie auf. Etwa zwei Monate nach dem Zusammenbruch des Diatomeenmaximums (April-Juni) ist in 50 m Tiefe ein Anstieg der Silikat-Konzentration zu beobachten, der nach MOOG (1980) auf den Abbau der mit einer Geschwindigkeit von etwa  $1 \text{ m d}^{-1}$  sedimentierenden abgestorbenen Diatomeen zurückzuführen ist. Ein solcher Anstieg war im Königssee 1992 ab etwa 40 m Tiefe zu beobachten.

#### 4.2.2.2 Bedeutung mikrobieller Gruppen

Von PORTER et al. (1988) wurde die Hypothese aufgestellt, daß die Bedeutung mikrobieller Prozesse mit steigendem Trophiegrad abnimmt (vgl. auch WEISSE, 1991 b & 1993). WEISSE et al. (1990) zeigten, daß im Bodensee mehr als 50 % des Kohlenstoffflusses das mikrobielle Nahrungsnetz durchlaufen. Unter mikrobiellen Prozessen verstehen PORTER et al. (1988) im wesentlichen die Produktion des APP und der Bakterien. Diese Organismengruppen zeichnen sich u.a. durch ihre geringen Zellgrößen aus, so daß sie durch ihre hohen Oberflächen/Volumen-Verhältnisse unter nährstoffarmen Bedingungen im Vorteil sind und außerdem geringere Sedimentationsverluste (Stokesches Gesetz) als größere Zellen erleiden (PORTER et al., 1988).

PORTER et al. (1988) schlagen den Quotienten der mikrobiellen und der gesamten Produktivität, das sog. MOMS („*measure of microbial strength*“), als qualitatives Maß der Bedeutung mikrobieller Gruppen vor (vgl. Abb. 69). Zum saisonalen Verlauf von MOMS und Primärproduktion nehmen PORTER et al. (1988) an, daß „*in dimictic oligotrophic lakes before stratification, large increases in autotrophic production, primarily by microplankton (diatoms), overshadow the temperature regulated picoplankton.*“. Allerdings sind z.B. vom Bodensee neben sommerlichen APP-Maxima auch ausgesprochene Frühjahrs-Maxima bekannt (WEISSE, 1988; WEISSE & KENTER, 1991; WEISSE & SCHWEIZER, 1991), so daß WEISSE (1993) die Bedeutung der Temperatur als Steuerungsfaktor der APP-Entwicklung geringer als PORTER et al. (1988) einschätzt. WEISSE (1993) betont die, im Vergleich zu eukaryotischen Organismen, geringeren metabolischen Kosten und die geringeren Nährstoffansprüche der rein prokaryotischen

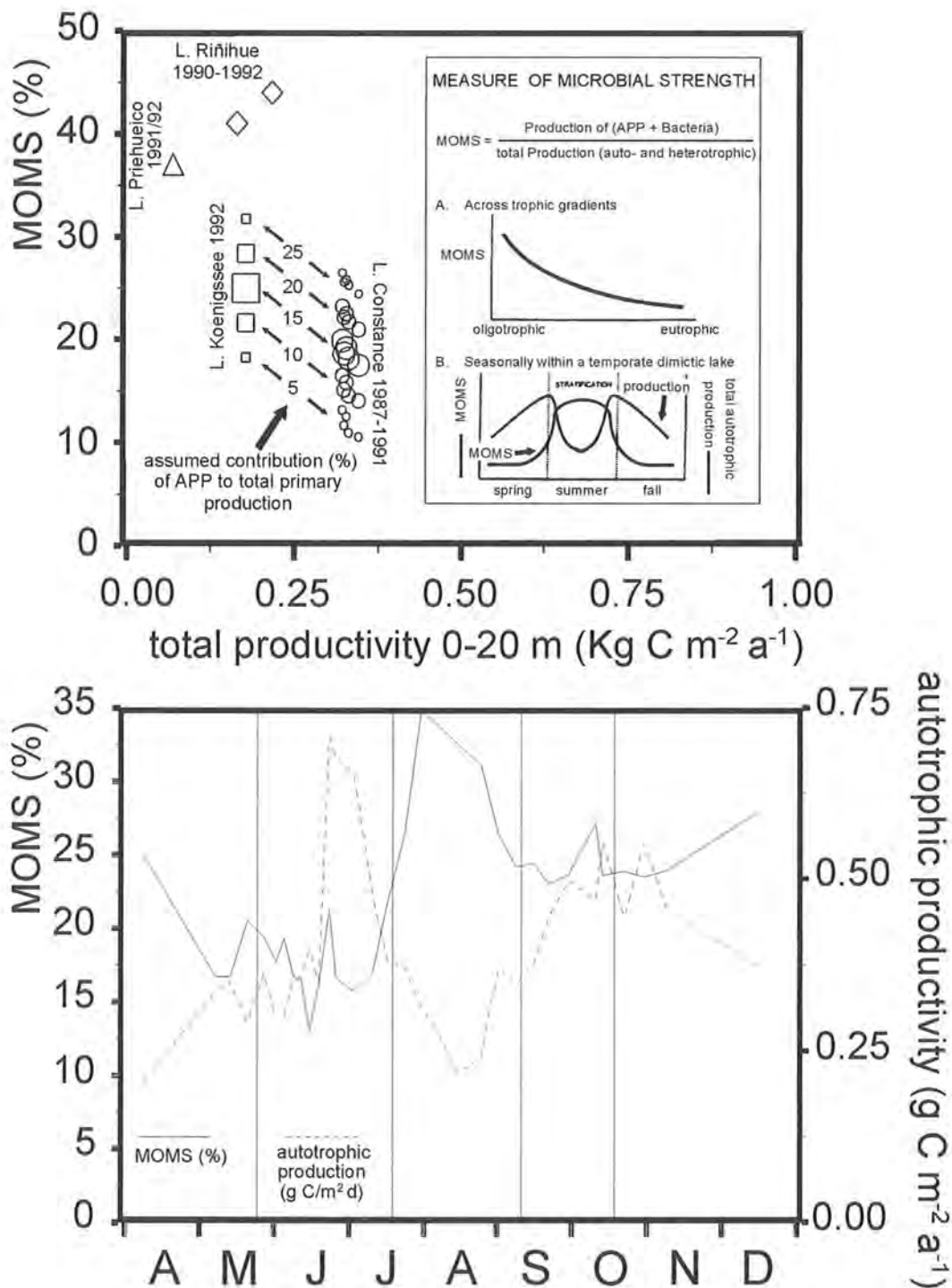


Abb. 69: Bedeutung der mikrobiellen Produktion im trophischen Gradienten (oben) und im Saisonalverlauf (unten): Als Maß der Bedeutung der mikrobiellen Gruppen wurde das von PORTER et al. (1988) eingeführte MOMS (Originalgraphik im Fenster oben) gewählt: MOMS im Königssee (diese Untersuchung) und im Bodensee (STRAILE, pers. Mit.), der Anteil der APP-Produktion wurde nach KENTER (pers. Mit.) zu 15 % der Primärproduktion geschätzt bzw. im Bereich 5–25 % variiert. Die Daten für L. Rihue und L. Pirehueico stammen von WÖLFL (1995).



Bakterien- und mehrheitlich prokaryotischen APP-Zellen. In einem oligotrophen Ökosystem, dessen gesamte Primärproduktion wesentlich auf der Nährstoff-Regeneration (Materialkonservierung) beruht, sind kleine prokaryotische Zellen im Vorteil; im Gegensatz dazu dominieren im eutrophen System, dessen Primärproduktion weitgehend aus „neuen“ Nährstoffen bestritten wird (Energiekonservierung), eukaryotische Organismen (WEISSE, 1993).

Beide Thesen – zum Verhältnis von MOMS und trophischen Gradienten und zur saisonalen Entwicklung von MOMS – können nur dann mit konkreten Zahlen belegt werden, wenn die Datensätze alle wesentlichen Organismengruppen der Planktonbiozönose parallel umfassen. Zu den wenigen Seen, die in dieser Weise untersucht wurden, gehört der Bodensee (GELLER et al., 1991; GAEDKE & STRAILE, 1994 a), zwei chilenische Seen (WÖFL, 1995), die Talsperre Kleine Kinzig (SCHMIDT-HALEWICZ, 1995) und der Königssee (diese Untersuchung). Auch für Königssee und Bodensee bleibt ein gewisser Mangel an Produktionsmessungen bestehen. Während die Bakterienproduktion im Bodensee gut untersucht ist (GÜDE, 1986 & 1988, 1990 a & b; SIMON, 1987, 1988 & 1990; SIMON & TILZER, 1982; SIMON & AZAM, 1989; SIMON & ROSENSTOCK, 1992) wird die APP-Produktion zu 15 % der Primärproduktion geschätzt (KENTER, pers. Mit.).

In Abbildung 69 sind die MOMS-Werte einiger Seen und der saisonale Verlauf von MOMS und Primärproduktion des Königssees zusammengestellt. Der Anteil der APP-Produktion an der Primärproduktion wurde für Bodensee und Königssee zwischen 5–25 % variiert. Nach Meßwerten von WÖFL (1995) beträgt der Anteil der APP-Produktion in oligotrophen Seen zwischen 40–50 % der Primärproduktion. STOCKNER & PORTER (1988) beschreiben für oligotrophe Seen einen Anteil von 50–70 % der Kohlenstofffixierung durch Organismen <2 µm. Diese Ergebnisse lassen den mit 15 % Anteil der APP-Produktion an der Phytoplankton-Produktion berechneten MOMS-Wert von 25 % im Königssee als Minimalabschätzung erscheinen. Im oligo- und mesotrophen Bereich stimmen diese Ergebnisse mit

der Hypothese von PORTER et al. (1988) überein. Auch der saisonale Verlauf von MOMS und Primärproduktion im Königssee entspricht den Erwartungen. Die Zunahme der MOMS-Werte während der Stratifikationsphase ist hier allerdings weniger auf die von den Autoren angenommene Steigerung der mikrobiellen Aktivität infolge sommerlicher Temperaturen zurückzuführen, sondern wird vielmehr durch den sommerlichen Rückgang der gesamten Primärproduktion infolge des Fraßdrucks der herbivoren Cladoceren verursacht (vgl. Tab. 58). Da den hier berechneten MOMS-Werten Netto-Produktionen zugrundeliegen, kann über eine Steigerung der mikrobiellen Aktivität im Sommer nur spekuliert werden.

#### 4.2.2.3 Bakterien und Flagellaten

Heterotrophe (und mixotrophe) Flagellaten werden, besonders in oligotrophen Seen, als die wichtigsten „grazer“ von Pikoplankton (0.2–2.0 µm, also besonders Bakterien und APP) angesehen. Die selbst meist im Nanoplankton (2–20 µm) angesiedelten Flagellaten bilden hier ein wichtiges Bindeglied beim Kohlenstofftransfer vom Piko- zum Mesoplankton (STOCKNER & PORTER, 1988; FINLAY et al., 1988; WEISSE 1991 a & b). Ciliaten hingegen treten eher in meso- und eutrophen Gewässern als Bakterienkonsumenten auf, können aber in allen Systemen als Bindeglied von Nano- und Mesoplankton fungieren (STOCKNER & PORTER, 1988).

In Tabelle 62 und 63 sowie Abbildung 70 ist das Verhältnis von Biomasse und Produktivität der beiden Pikoplanktongruppen (Bakterien und APP) zu den heterotrophen Flagellaten dargestellt. Die deutliche Erhöhung der Bakterienproduktion in Phase III und IV wird bei recht kontinuierlich zunehmender Bakterienbiomasse vornehmlich durch die Annahme eines in der warmen Jahreszeit höheren P/B-Verhältnisses verursacht. Die geringen Biomassewerte der HNF in Phase II bis IV dürfte wesentlich auf den Fraßdruck der Crustaceen (besonders Phase III und IV) sowie der Rotatorien und Ciliaten (Phase II) zurückzuführen sein. Die Produktivität

**Tab. 62: Picoplanktivore HNF und ihr potentielles Nahrungsangebot (Bakterien und APP): Angegeben sind flächenbezogene Werte der Biomasse (HNF incl. *Gymnodinium helveticum*) und der Produktivität als zeitgewichtete Mittelwerte ± Standardabweichung sowie Minimum und Maximum einzelner Phasen sowie der Vegetationsperiode (April bis Dezember).**

Gruppe	Phase I 9.4.–21.5.	Phase II 28.5.–17.7.	Phase III 20.7.–9.9.	Phase IV 12.9.–14.10.	Phase V 23.10.–16.12.	Saison 9.4.–16.12.
Bak. Biomasse (mg C m <sup>-2</sup> )	391± 12 366–407	429± 59 329–563	585± 75 472–697	723± 93 607–844	744± 77 671–869	571±160 329–869
APP Biomasse (mg C m <sup>-2</sup> )	204± 17 164–214	198± 57 133–367	120± 58 46–226	108± 38 55–145	206± 21 172–250	173± 59 46–367
HNF Biomasse (mg C m <sup>-2</sup> )	232± 56 148–277	92± 32 54–147	51± 27 15– 97	140± 63 65–266	220± 34 188–303	148± 84 15–303
Bak. Produkt. (mg C m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> )	39± 1 37– 41	43± 6 33– 56	116± 15 94–139	145± 19 121–169	74± 8 67– 87	79± 40 33–169
APP Produkt. (mg C m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> )	42± 4 33– 44	55± 25 27–123	40± 19 15– 76	39± 14 18– 53	75± 7 63– 91	52± 22 15–123
HNF Produkt. (mg C m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> )	70± 17 44– 83	28± 10 16– 44	28± 15 8– 52	76± 34 35–144	66± 10 56– 91	48± 26 5–137

Tab. 63: Heterotrophe Flagellaten (HF = HNF und *Gymnodinium helveticum*) und ihre potentiellen Nahrungsquellen: Prozentuale Anteile der Biomasse und der Produktivität der HF an der jeweiligen Summe aus HF und Bakterien (links) und HF, Bakterien und APP (rechts) für die Vegetationsperiode (n=32), die Phasen III und IV (n=12) sowie die Phasen I, II und V (n=20). In der unteren Hälfte ist das Verhältnis der Mittelwerte von HF : Bakterien (links) und HF : (Bakterien+APP) angegeben. Ein Faktor von E=30 % (vgl. STRAILE, 1994) wird als Wachstumseffizienz der HNF angenommen.

Gruppe	n	mit APP			ohne APP		
		Mittel.±Std. (Her.:Aut.)	Vk.	Min.-Max.	Mittel.±Std. (Her.:Aut.)	Vk.	Min.-Max.
Anteil Biomasse heterotropher Flagellaten (%)	20	19,3± 6,8	35,1	8,6–31,4	25,1± 8,9	35,7	11,5–41,5
	12	9,5± 5,1	53,4	2,1–21,4	11,0± 5,9	53,8	2,9–24,0
	32	16,6± 7,8	47,0	2,1–31,4	20,6±10,4	50,5	2,9–41,5
Anteil Produktivität heterotropher Flagellaten (%)	20	32,1±10,3	32,2	14,5–50,1	48,7±11,3	23,3	28,1–68,0
	12	19,7± 9,2	46,5	4,8–39,8	24,2±11,2	46,4	7,4–46,0
	32	26,8±11,6	43,3	4,8–50,1	37,8±16,2	42,9	7,4–68,0
Verhältnis HF : Futter Biomasse	20	1 : 4,1			1 : 3,0		
	12	1 : 8,8			1 : 7,4		
	32	1 : 5,0			1 : 3,9		
Verhältnis HF : Futter Tages-Produktion	20	1 : 2,1	* E =	1 : 0,6	1 : 1,0	* E =	1 : 0,3
	12	1 : 3,6	* E =	1 : 1,1	1 : 2,7	* E =	1 : 0,8
	32	1 : 2,7	* E =	1 : 0,9	1 : 1,6	* E =	1 : 0,5

der HNF verläuft unter der Annahme von in Phase III und IV erhöhten P/B-Verhältnissen sehr viel kontinuierlicher als die Biomasseentwicklung.

Die Produktivität der Bakterien übersteigt diejenige der heterotrophen Flagellaten im saisonalen Durchschnitt um den Faktor 1,6; unter der Annahme einer Wachstums-Effizienz von 30 % bedeutet dies, daß die Flagellaten ihre Nahrungsressource übernutzen bzw. daß das gegebene Nahrungsangebot die vorliegende Flagellatenproduktion nicht zu tragen vermag (vgl. Tab. 63 und 62). Werden APP-Zellen als potentielle Nahrungspartikel der heterotrophen Flagellaten hinzugenommen, dann liegt die Produktivität dieser beiden Gruppen um den Faktor 2,7 über der der Flagellaten. Wiederum unter Annahme einer Wachstums-Effizienz von 30 % bedeutet dies im saisonalen Durchschnitt in etwa ein ausgewogenes Verhältnis.

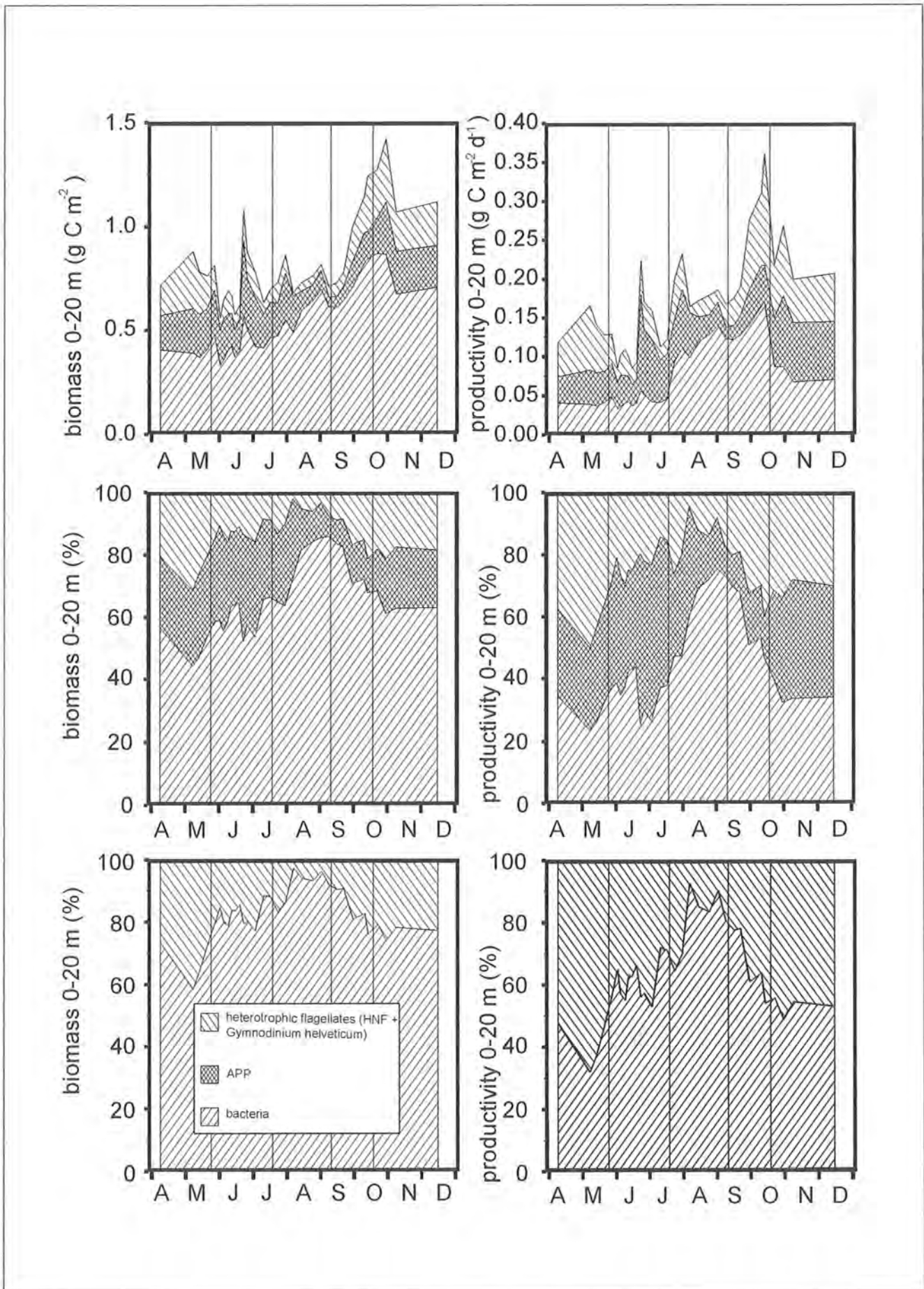
Werden die Phasen III und IV (n=12) mit ihrer hohen Bakterienproduktion und vergleichsweise niedrigen Flagellatenproduktion dem restlichen Zeitraum (n=20) gegenübergestellt, dann zeigt sich, daß in den Sommerphasen (III und IV) eine um den Faktor 2,7 (ohne APP) bis 3,6 (mit APP) höhere Produktivität der Piko-plankter vorliegt. Im Sommer ist die Flagellatengesellschaft soweit von Cladoceren kontrolliert, daß ein Netto-Wachstum der Bakterienpopulation möglich wird. Außerhalb der warmen Jahreszeit ist das aus Bakterien und APP bestehende Piko-plankton einer strengen Kontrolle durch die heterotrophen Flagellaten unterworfen. Diese wird noch über die in Tabelle 63 angegebenen Werte hinaus verstärkt, wenn zu den obligat heterotrophen Flagellaten (HNF und *Gymnodinium helveticum*) noch die mixotrophen, also fakultativ heterotrophen Formen, z.B. die besonders im zeitigen Frühjahr abundanten Arten der Gattung *Dinobryon* (BIRD & KALFF, 1986 & 1987), hinzugenommen werden.

Die prokaryotischen Gruppen (APP und Bakterien) hatten 1992 mit 25 % im Königssee gegenüber 20 % im Bodensee (1987–1991) tendenziell einen höheren prozentualen Anteil an der Gesamtproduktion der Planktongesellschaft. Dies stimmt mit der von PORTER et al. (1988) aufgestellten MOMS-Hypothese (inverses Verhältnis von Trophie und mikrobieller Produktion) überein. In der kalten Jahreszeit wurde das Piko-plankton durch den Fraßdruck der heterotrophen Flagellaten kontrolliert, welche selbst im Sommer durch „herbivore“ Organismen soweit dezimiert werden, daß sie in der warmen Jahreszeit weniger als die Piko-planktonproduktion konsumieren. Der nachlassende Fraßdruck ermöglicht eine Steigerung der mikrobiellen Produktion, so daß auch der zweite Teil der MOMS-Hypothese, höhere mikrobielle Aktivitäten im Sommer, bestätigt werden kann. Im Durchschnitt der Vegetationsperiode lagen die Biomassekonzentrationen der Bakterien, des APP und der HNF in der euphotischen Zone bei 29, 9 und 7 µg C l<sup>-1</sup>.

#### 4.2.2.4 Herbivore Gruppen (Ciliaten, Rotatorien und Crustaceen)

In den folgenden Abschnitten werden die drei bereits unter dem Aspekt des PEG-Modells angesprochenen (vgl. Abschn. 4.2.1.4) wesentlichen herbivoren Gruppen: Ciliaten, Rotatorien und herbivore Crustaceen (=Cladoceren, calanoide Copepoden und Nauplius-Larven) einzeln behandelt. Für alle drei Gruppen wird angenommen, daß neben Phytoplankton auch heterotrophes Plankton, soweit es ingestiert werden kann (vgl. Abschn. 3.2.10 und 3.8.6), als Nahrung genutzt wird.





**Abb. 70:** Heterotrophe Flagellaten (HF = HNF und *Gymnodinium helveticum*) und ihre potentiellen Nahrungsquellen: Biomasse (linke Spalte) und Produktivität (rechte Spalte) von HF sowie von Bakterien und APP. Angegeben sind Absolutwerte (obere Reihe in g C m<sup>-2</sup> bzw. g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>) und prozentuale Verteilung mit (mittlere Reihe) und ohne (untere Reihe) APP.

Im Gegensatz zu den mikrobiellen Gruppen (APP, HNF und Bakterien) und dem Phytoplankton folgte die Biomasseentwicklung der herbivoren Gruppen im wesentlichen dem Temperaturverlauf.

Als weiterer Steuerungsmechanismus wird als „bottom-up“-Aspekt das Nahrungsangebot für und als „top-down“-Aspekt der Fraßdruck auf die jeweilige Gruppe diskutiert. Hierbei wird untersucht, inwieweit das Nahrungsangebot durch Nano- und Mikroplankton ausreicht und in welchem Grad eine Nutzung des Piko-planktons gefordert werden muß. Da hier mit Literaturdaten operiert wird, können nur grobe Anhaltspunkte für die Steuerung der Entwicklung von Organismengruppen gegeben werden.

#### 4.2.2.4.1 Ciliaten und Trophiegrad

Nach PACE (1986) korreliert die absolute Biomasse (nicht der relative Anteil) der Ciliaten positiv mit dem Trophiegrad (letzterer gemessen am Chlorophyll-Gehalt der Algen <35 µm). Diese Abhängigkeit besteht nach PACE (1986) auch für die meisten anderen Zooplanktongruppen. GATES & LEWG (1984) fanden einen positiven Zusammenhang der relativen Biomasseanteile von Ciliaten und kleinen Algen (2–5 µm) an der Gesamtplanktonbiomasse (ausschließlich Algen >30 µm). Einen solchen signifikanten Zusammenhang von Ciliatenbiomasse und Chlorophyll-Gehalt, nicht aber Bakterienbiomasse, fanden auch BEAVER & CRISMAN (1988 & 1989 a & b), BEAVER et al. (1988) und BAYS & CRISMAN (1983) in subtropischen Gewässern. Auch nach TAYLOR & HEYNEN (1987) sind die meisten planktischen Ciliaten algivor. CARRIAS et al. (1994) geben eine ausführliche Literaturübersicht über den Zusammenhang von Ciliatenbiomasse und Trophiegrad. Diese auf

Kohlenstoff umgerechnete und um Königssee- und Bodenseeangaben erweiterte Zusammenstellung ist in Tabelle 64 wiedergegeben. Zu erkennen ist, daß der Königssee unter dem Aspekt der Ciliatenbiomasse zu den oligotrophen bis ultraoligotrophen Gewässern zählt.

#### 4.2.2.4.2 Ciliaten und ihr potentiell Nahrungsangebot

Nach FENCHEL (1986) hängt die Größe der von Ciliaten ingestierbaren Partikel zum einen vom Mechanismus der Futteraufnahme – greifend („raptorial“) oder filtrierend – und zum anderen von der Körpergröße der Ciliaten ab. Aufgrund theoretischer Erwägungen schließt FENCHEL (1986), daß eine filtrierende Ernährungsweise bei einem Größenverhältnis (Radius) von Futterpartikel zu Ciliat von weniger als 0.1 vorteilhaft ist. Ciliaten mit greifender Ernährungsweise, wie z.B. *Didinium*, *Litonotus*, *Prorodon*, *Loxodes* oder *Dileptus*, bevorzugen Nahrungspartikel im Bereich von etwa 10–100 µm, wohingegen filtrierende Arten, wie z.B. *Halteria*, *Urone-ma*, *Colpidium*, *Colpoda*, *Cyclidium*, *Glaucoma* und *Vorticella*, Nahrungspartikel von etwa 0.1–5.0 µm bevorzugen; nur wenige meist größere Ciliaten (z.B. *Bursaria*, *Stentor*, *Blepharisma*, *Condylostoma*) filtrieren Partikel im Größenbereich von 5–50 µm (FENCHEL, 1986). TAYLOR (1979, 1978 a & b) beschreibt eine Reihe vorwiegend bakteriovorer Ciliatenarten eines kleinen Tümpels, darunter *Halteria grandinella*. FENCHEL (1980 b & c) zufolge haben eine Reihe von Ciliaten (*Colpoda cucullus*, *Glaucoma scintillans*, *Cyclidium glaucoma*, *Colpidium colpoda* und *C. cam-pylum*) eine Präferenz für Partikel von 0.1/0.2–2.0 µm (Pikoplankton), wohingegen weit weniger Arten auf Nanoplankton (*Euplotes moebiusi* und *Blepharisma*

Tab. 64: Ciliaten und Trophie. Tabelle nach CARRIAS et al. (1994). Biomassewerte von Originaleneinheiten (OE) in Kohlenstoffeinheiten ( $\mu\text{g C l}^{-1}$ ) umgerechnet unter Annahme, daß 1.)  $C=0.5 \times \text{TG}$  (TG=Trockengewicht; FG=Frishgewicht); 2.)  $C_{\text{ind}}=110 \text{ fg C } \mu\text{m}^{-3}$  (V=Volumen in  $\mu\text{m}^3$ ); 3.)  $1 \text{ g FG}=1 \text{ cm}^3$ .

See	Trophie	Literatur	Abundanz (Ind. ml <sup>-1</sup> )	Biomasse ( $\mu\text{g C l}^{-1}$ )	OE
Char	ultraolitr.	RIGLER et al. (1974)	<1–10.3	0.1–0.8	TG
Königssee	oligotroph	diese Untersuchung	3.0±1.2(1.1–6.5)	2.7±0.9(1.5–4.6)	C
Huron und Michigan	oligotroph	CARRICK & FAHNENSTIEL (1990)	7±3.5	5.0±2.7	FG
Seen in Quebec	oligotroph	PACE (1986)	4.5	6.7	FG
Seen in Ontario	oligotroph	GATES (1984)	23.5	6.8	FG
Jack Lake	oligotroph	TAYLOR & LEAN (1981)	9.0–19.0	5.7–9.1	FG
Seen in Florida	oligotroph	BEAVER & CRISMAN (1982)	10.8±5.4	9.3±5.6	C
Tanganyika	oligotroph	HECHY et al. (1978)	8.8	13.8	C
Pavin	olig.-meso.	AMBLARD et al. (1993)	6.7	6.0	C
Vassivière	mesotroph	CARRIAS et al. (1994)	4.8	6.0	C
Bodensee 1987	mesotroph	MÜLLER (1989)	6.8	10.3	V
Seen in Quebec	mesotroph	PACE (1986)	7.6	12.9	TG
Bodensee 1988	mesotroph	MÜLLER (1989)	12.0	14.3	V
Bodensee 1987–1991	mesotroph	STRAILE (pers.Mit.)	?	16.9±2.7	C
Seen in Florida	mesotroph	BEAVER & CRISMAN (1982)	27.5±7.7	25.1±11.4	C
Kinneret	meso-eutr.	SHERR et al. (1991)	5.6–84	8.8–27.8	C
Oglethorpe	meso-eutr.	PACE (1982)	0.1–189	0.2–138.6	V
Ontario	eutroph	TAYLOR & HEYNEN (1987)	12.8±9.3	7.5±5.4	FG
Seen in Quebec	eutroph	PACE (1986)	17.7	25	TG
Seen in Florida	eutroph	BEAVER & CRISMAN (1982)	55.5±7.6	26± 5.9	C
Seen in Florida	hypereutr.	BEAVER & CRISMAN (1982)	126.0±89.2	155.0±60.9	C



Tab. 65: Biomasse und Produktivität der Ciliaten und ihrer potentiellen Nahrungsquellen: Gegenübergestellt sind die Werte für den gesamten Untersuchungszeitraum (n=32), die warme (Phasen III und IV; n=12) und die kalte Jahreszeit (Phasen I, II und V; n=20). Die Gruppe „Partikel 2.5–10 µm“ umfaßt eukaryotische Algen und HNF, in der Gruppe „Partikel 0.2–10 µm“ sind zusätzlich Bakterien und APP enthalten.

Gruppe	n	Biomasse (µg C l <sup>-1</sup> )			Produktion (µg C l <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup> )		
		Mittel.±Std.	Vk.	Min.–Max.	Mittel.±Std.	Vk.	Min.–Max.
Ciliaten	20	2.4±0.8	32.2	1.5–3.9	0.2±0.1	53.3	0.1–0.5
	12	3.5±0.5	15.0	2.8–4.6	0.5±0.1	21.4	0.3–0.7
	32	2.7±0.9	32.1	1.5–4.6	0.3±0.2	57.9	0.1–0.7
Partikel 2.5–10 µm	20	21.3±4.8	22.6	11.7–34.8	6.0±1.3	22.1	3.1–11.4
	12	11.2±4.8	42.0	6.9–21.1	4.7±2.3	45.9	2.6–10.0
	32	18.6±6.7	36.0	6.9–34.8	5.6±1.8	31.1	2.6–11.4
Partikel 0.2–10 µm	20	58.2±8.7	15.0	40.2–81.3	11.6±2.5	21.5	6.8–20.4
	12	48.9±8.5	17.4	40.5–69.9	13.1±3.2	24.2	10.2–20.9
	32	55.7±9.5	17.0	40.2–81.3	12.0±2.9	24.4	6.8–20.9
Ciliaten : Futter [(2.5–10 µm) – (0.2–10 µm)]	20	1 : 8.9–24.2			1 : 26.1–50.4		
	12	1 : 3.2–13.8			1 : 9.0–25.2		
	32	1 : 6.9–20.8			1 : 18.5–39.6		

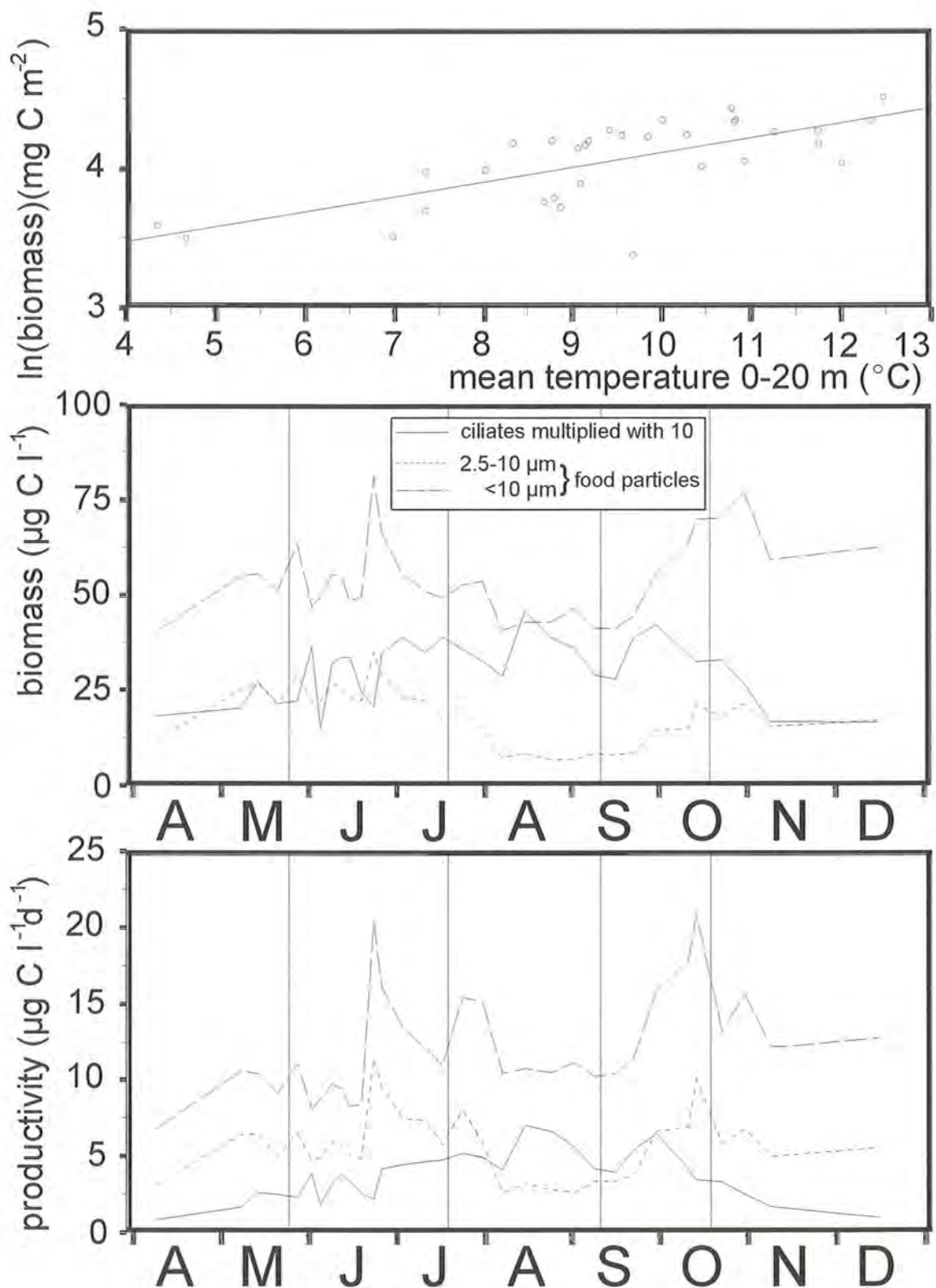
**americanum**) oder Mikroplankton (**Bursaria truncatella**) spezialisiert sind. FINLAY et al. (1988) gehen davon aus, daß pelagische Ciliaten (in einem produktiven Tümpel) besonders phototrophes Nanoplankton (2–20 µm), aber auch HNF als Nahrung nutzen, wohingegen sich bakterivore Ciliatenarten besonders im Benthos ansiedeln. Nur dort oder in Gewässern höherer Trophiestufen finden bakterivore Ciliatenarten eine ausreichende Nahrungsgrundlage (FENCHEL, 1980 a-c). SKOGSTAD et al. (1987) fütterten fünf Ciliatenarten (**Bursaridium**, **Cinetochilum**, **Frontonia** und **Halteria** als Filtrierer-Typ sowie **Urotricha** als Greifer-Typ) mit 30 verschiedenen Algenarten (100–7000 µm<sup>3</sup>): während die meisten Chrysophyceae (2 Arten), Cryptophyceae (10 Arten), Dinophyceae (1 Arten) und Euglenophyceae (1 Art) und mit Einschränkungen (kleinere, nicht koloniebildende Arten) auch Chlorophyceae (12 Arten) und Bacillariophyceae (2 Arten) als Nahrungsgrundlage akzeptierten, war nur **Cinetochilum** in der Lage, mit Bakterien alleine zu überleben, und keine der untersuchten Ciliatenarten wuchs mit Cyanophyceae als Nahrung (2 Arten, u.a. **Synechococcus**). Nach BEAVER & CRISMAN (1989 a) fällt die bakterivore Aktivität pelagischer Ciliaten erst ab Bakterienabundanz von >5 x 10<sup>6</sup> Zellen ml<sup>-1</sup> ins Gewicht. SHERR & SHERR (1987) hingegen berichten, daß Ciliaten für bis zu 100 % der Bakterienkonsumption in Ästuaren verantwortlich sein können. Auch SHERR et al. (1991) berichten, daß Ciliaten, neben eukaryotischen Algen <5 µm, täglich 4–10 % der Bakterien- und Cyanophycean- („standing stock“)-Biomasse konsumieren können. **Colpoda steinii** aus Lake Kinneret wuchs auf einer **Synechococcus**-Kultur aus demselben Gewässer. Nach CRISMAN et al. (1981) ernähren sich kleinere (<30 µm) Ciliaten nahezu ausschließlich von Partikeln in Bakteriengröße, wohingegen Mesozooplankter hauptsächlich Algen als Nahrung nutzen und Rotatorien eine intermediäre Stellung einneh-

men. GIFFORD (1985) erzielte beste Wachstumsergebnisse von marinen Ciliaten der Gattung **Strombidium** mit Dinoflagellaten von 15x15 µm bis 26x16 µm, aber auch kleineren Cryptophyceae. JONSSON (1986) fand für drei marine Ciliaten folgende optimale Partikelgrößen: 2.1 µm für **Strombidium vestitum**, 7.9 µm für **S. reticulatum** und 9.7 µm für **Lohmanniella spiralis**, keine der drei Arten akzeptierte Partikel in Bakteriengröße (≤ 1µm).

**Urotricha** (SKOGSTAD et al., 1987) und **Strombidium** (JONSSON, 1986) sind in der Lage, Partikel, die ihre eigene Zellgröße übertreffen, zu ingestieren, beide Arten gelten als potentiell kannibalisch.

In Abbildung 71 ist die Ciliaten-Biomasse im Königssee im Zusammenhang mit einigen potentiellen („bottom-up“-) Steuerungsmechanismen dargestellt. Das im Hochsommer erreichte Biomasse-Maximum der Ciliaten, bei weitgehend minimaler Biomasse im April/Mai und November/Dezember, ließ eine weitgehende Temperaturabhängigkeit der Ciliatenentwicklung erwarten. Die Regression der logarithmierten Ciliatenbiomasse mit der Temperatur ist aber schwach (y=ax+b: a=0.11±0.02 [±Standardfehler]; b=3.04±0.19; Regressionskoeffizient=0.49). Dies entspricht einer Verdreifachung der Biomasse bei einer Zunahme der Temperatur um 10°C.

Als potentielle Nahrungspartikel wurden eukaryotische Phytoplankter mit maximalen Zellabmaßen (einer Dimension) von bis zu 10 µm und HNF (die zum größten Teil <15 µm waren) gewählt. Die Untergrenze wurde einmal zu 2.5 µm (also ohne Bakterien und APP) und einmal bei etwa 0.2 µm (also mit Bakterien und APP) angesetzt. Biomasse und Produktivität der Ciliaten (in Abb. 71 zehnfach überhöht) erreichten ihre Maxima im August, als die Konzentration potentieller Nahrungspartikel minimal war, letztere stieg im Folgenden, bei rückläufigen Ciliatenwerten, wieder an.



**Abb. 71:** Ciliaten-Biomasse und potentielle Steuerungsmechanismen: Regression der Ciliaten-Biomasse (logarithmiert) und der Durchschnittstemperatur 0-20 m (oben); Ciliaten-Biomasse (zehnfach überhöht) und Biomasse potentieller Futterpartikel ( $\mu\text{g C l}^{-1}$ ): die Gruppe „Partikel 2.5-10  $\mu\text{m}$ “ umfaßt eukaryotisches Phytoplankton und HNF, die Gruppe „Partikel <10  $\mu\text{m}$ “ zusätzlich Bakterien und APP (Mitte); Produktivität der Ciliaten ( $\mu\text{g C l}^{-1} \text{d}^{-1}$ ) (zehnfach überhöht) und ihrer potentiellen Futterorganismen (unten).



In Tabelle 65 sind Biomasse und Produktivität der Ciliaten und ihrer potentiellen Nahrungspartikel der warmen Jahreszeit (Phase III und IV) denjenigen der kalten Jahreszeit (Phase I, II und V) gegenübergestellt. Während die Biomassewerte dieser Zeiträume signifikant bis hochsignifikant (Ciliaten  $p=0.0167$ , Partikel  $<10\ \mu\text{m}$   $p=0.0450$  und  $2.5\text{--}10\ \mu\text{m}$   $p=0.0001$ ) unterschieden waren, war dies bezüglich der Produktivität nur für die Ciliaten der Fall ( $p=0.0001$ ). Die Produktionswerte zeigen, daß, bei einer angenommenen Wachstums-Effizienz von 30 %, die Ciliaten alleine zu keiner Zeit den Bestand ihrer Nahrungsgrundlage kontrollieren. Die Produktionswerte der Nahrungspartikel übersteigen diejenigen der Ciliaten selbst im Sommer um den Faktor 9 (Nahrungspartikel ohne Bakterien und APP) bis 25 (mit Bakterien und APP). Vermutlich liegen die Wachstums-Effizienzen für Ciliaten auch deutlich höher, so beschreibt STOECKER (1984) für zwei Ciliatenarten Werte von 70–80 %.

Eine Ciliatenbiomasse in der euphotischen Zone von knapp  $3\ \mu\text{g C l}^{-1}$  im Durchschnitt der Vegetationsperiode und die Artenzusammensetzung bestätigen den oligotrophen Charakter des Königssees. Ciliaten hatten im Königssee 1992 nicht die hohe Bedeutung, die ihnen z.B. im Bodensee zukommt. Unter der Annahme einer Wachstumseffizienz von 30% waren sie zu keiner Zeit in der Lage, den Bestand ihrer potentiellen Nahrungspartikel zu kontrollieren. Bei einem Bestand von 17 Arten wird die Biomassezusammensetzung zu beinahe 50 % von der Ordnung Oligotrichida, gefolgt von Prostomatida und Haptorida, geprägt.

#### 4.2.2.4.3 Rotatorien: Änderungen im Arteninventar

Artenzusammensetzung und Gesamtabundanz der Rotatoriengesellschaft waren 1992 (21 Arten) im wesentlichen unverändert gegenüber der von LAXHUBER (1987) in den Jahren 1982–1983 (20 Arten) durchgeführten ersten quantitativen Bearbeitung der Rotatorien des Königssees. Beide Untersuchungen zeigen, daß diese Gruppe von wenigen Arten dominiert wird (**Polyarthra vulgaris/P. dolichoptera**, **Kellicottia longispina** und **Keratella cochlearis**). Diese vier Arten stellten 1982–1983 90 % und 1992 gemeinsam durchschnittlich 81.4 % ( $\pm 27.4$ , 50.7–93.3 %) der Rotatorien (Abundanz, 1992 gewichteter Mittelwert des prozentualen Anteils).

1992 handelte es sich bei der **Polyarthra vulgaris/P. dolichoptera**-Gruppe in erster Linie um **P. vulgaris** (abundanzbezogen:  $81.9\pm 44.3\%$ , 38.6–97.1 %,  $n=32$ ). Die genannten vier Arten bildeten, zusammen mit der **Keratella quadrata/K. hiemalis**-Gruppe und 1992 zusätzlich **Filina terminalis** in beiden Untersuchungen die perennierenden Bestandteile des Rotatorienplanktons. **Filina terminalis** trat 1992 perennierend und 1982–1983 vornehmlich im Herbst auf. **Keratella quadrata** und **K. hiemalis** waren 1992 gemeinsam, nicht aber als einzelne Arten perennierend abundant.

Im oligotrophen Bodensee der Jahre 1934–1935 bildeten ebenfalls nur wenige Arten (**Polyarthra vulgaris/**

**P. dolichoptera**, **Kellicottia longispina**, **Keratella cochlearis** und **Synchaeta spp.**) 98 % der Rotatorienabundanz (WALZ, et al., 1987).

Die Gesamtabundanz lag 1992 mit  $1643 \times 10^3\ \text{Ind. m}^{-2}$  geringfügig höher als der 1982–1983 erreichte Wert von  $1100\text{--}1200 \times 10^3\ \text{Ind. m}^{-2}$  für das ganze Jahr bzw.  $1400\text{--}1500$  für die Zeit von April bis Dezember (nach LAXHUBER, 1987; zeitgewichtete Mittelwerte der aus den Figuren 4–6 geschätzten Abundanzen). Entsprechend lagen auch die maximal erreichten Abundanzen 1992 ( $3258 \times 10^3\ \text{Ind. m}^{-2}$ ) etwas höher als 1982–1983 ( $2400\text{--}2800 \times 10^3\ \text{Ind. m}^{-2}$ ), vor allem wurden diese Werte 1992 bereits im Juni und damit deutlich früher als 1982–1983 (September/Okttober) erreicht. Im warmen Jahr 1992 dürfte die ganze Sukzession zeitlich gedrängter abgelaufen sein als in anderen Jahren.

Die Schwerpunktsverschiebung von der größeren **Kellicottia longispina** zur kleineren **Keratella cochlearis**, bei leicht (ca. 5–15 %) erhöhter durchschnittlicher Gesamtabundanz, läßt vermuten, daß die Gesamtbio-masse der Rotatorien 1982–1983 von dem 1992 erreichten Wert noch weniger unterschieden war als die Abundanzen. Rotatorienbiomassen von  $1.3\ \mu\text{g C l}^{-1}$  (in 0–20 m, bzw.  $0.3\ \mu\text{g C l}^{-1}$  in 0–100 m) können also als typisch für den Königssee angesehen werden.

Die **Polyarthra vulgaris/P. dolichoptera**-Gruppe stellte (abundanzbezogen) 1982–1983 durchschnittlich 35 % und 1992 34.8 % ( $\pm 46.7\%$ , 13.7–66.6 %,  $n=32$ , zeitgewichtete Mittelwerte der prozentualen Anteile hier der Gattung **Polyarthra**, also incl. der 1992 in sehr geringer Abundanz neu aufgetretenen Art **P. major**) der Rotatorien. Der Anteil der Art **Keratella cochlearis** war von 24 % 1982–1983 auf 34.5 % ( $\pm 34.1\%$ , 15.2–55.2 %) angestiegen. Gleichzeitig ging der Anteil von **Kellicottia longispina** von 32 % 1982–1983 auf 12.1 % ( $\pm 34.7$ , 0.8–37.8 %) 1992 zurück.

**Kellicottia longispina** bildete mit ihrem Hauptvorkommen im Frühling und Frösommer 1982–1983 und 1992 den Auftakt der Rotatoriensukzession. Der Anteil dieser Art begann 1982–1983 bereits im Januar, bei noch geringen Abundanzen, zuzunehmen und blieb bis in den Herbst (etwa August/September) hoch. Der durchschnittliche prozentuale Anteil und die erreichten Maximalwerte lagen 1992 (Maximalwert  $548 \times 10^3\ \text{Ind. m}^{-2}$  Mitte Juni) deutlich niedriger als 1982–1983 (Maximalwert  $1240 \times 10^3\ \text{Ind. m}^{-2}$  Ende Juni). 1992 war diese Art zwar perennierend abundant, erreichte aber nur im Frühjahr höhere Biomasseanteile.

Die Gattung **Polyarthra** erreichte 1982–1983 besonders in der Zeit von Juni bis Januar hohe Abundanzen (Maximalwert  $1250 \times 10^3\ \text{Ind. m}^{-2}$  Anfang November 1982) und prozentuale Anteile an der Rotatoriengesellschaft. Auch 1992 setzte die Hauptentwicklung dieser Gattung Anfang Juni ein, erreichte ihr Maximum aber bereits im Juli (Maximalwert  $1823 \times 10^3\ \text{Ind. m}^{-2}$  Ende Juli 1992), und ab Dezember lagen wieder geringe Werte vor. Die Art war 1992 also besonders in der warmen Jahreszeit abundant.

**Keratella cochlearis** bildete 1992, wie bereits 1982–1983, ohne große Fluktuationen einen relativ konstanten Teil der Rotatoriengesellschaft. In beiden Untersu-



chungen trat diese Art besonders zwischen Mai und Oktober auf, wobei das Maximum 1992 früher erreicht wurde (Maximalwert  $980 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$  Ende September 1983 bzw.  $1142 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$  Anfang Juli 1992).

Die Gattung **Polyarthra** zeigte 1992, wie bereits 1982–1983, eine deutliche, die ganze Untersuchung über anhaltende Präferenz für die oberflächennahen Wasserschichten. **Keratella cochlearis**, die 1982–1983 ebenfalls durchgängig die obersten 10 m der Wassersäule bevorzugte, verlagerte 1992 ihren Populationschwerpunkt von Mitte Juli bis in den Oktober von der 0–8-m- in die 8–20-m-Zone. In ähnlicher Weise verhielt sich **Kellicottia longispina**, die besonders von Juni bis Ende September in 8–20 m Tiefe höhere Abundanzen als in 0–8 m aufwies. Diese Art bevorzugte 1982–1983 die 10–20- und 20–50-m-Tiefenzone. **Filina terminalis** zeigte 1992, wie auch bereits 1982–1983, eine Präferenz für den unteren Bereich der trophogenen Zone (8–20 bzw. 10–20 m).

Nach GILBERT & BOGDAN (1984) steigt die „clearance-rate“ von **Polyarthra** und **Keratella** linear mit der Wassertemperatur. Mit steigender Partikeldichte sinken die „clearance“-Raten von **Keratella cochlearis** wieder. Innerhalb der Gattung **Polyarthra** ist **P. dolychoptera** eine Kaltwasser- und **P. vulgaris** eine Warmwasserform: **P. vulgaris** erreicht bei 20°C die „clearance-rate“, die **P. dolychoptera** bei 7°C erreicht (GILBERT & BOGDAN, 1984). Dies kann die Tiefenverteilung der Gattungen **Polyarthra** und **Keratella** erklären.

**Conochilus unicornis**, der 1983 ein ausgeprägtes Frühjahrs-Maximum von  $100\text{--}120 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$  ausgebildet hatte (LAXHUBER, 1987), war 1992 nurmehr mit maximal  $37 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$ , ebenfalls besonders im Frühjahr, vertreten. Diese mikrophage Art bevorzugt Nahrungspartikel  $<10$  und steht in direkter Konkurrenz zur ebenfalls mikrophagen **Filina terminalis** (POURRIOT, 1977). Letztere trat 1992 perennierend mit durchschnittlich  $100 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$ , maximal knapp  $500 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$  auf. 1982–1983 war **Filina terminalis** bei geringerer Abundanz (durchschnittlich weniger als  $50 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$ , Maximalwert knapp  $200 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$ ;

nach LAXHUBER, 1987, Zahlen aus Figur 9 geschätzt) weitestgehend auf das Frühjahr beschränkt. POURRIOT (1977) betont, daß diese beiden Arten niemals gemeinsam auftreten. Es ist vorstellbar, daß es im Königssee einander ausschließende **Conochilus**- und **Filina**-Jahre gibt. Welche der beiden Arten jeweils zur Dominanz gelangt, würde dann u.a. von weiteren Eigenschaften der beiden Arten abhängen (z.B. Empfindlichkeit gegen Freßfeinde). Eine weitere Möglichkeit zur Vermeidung direkter Nahrungskonkurrenz, räumlich Trennung der Populationen, wird von diesen beiden Arten ebenfalls verwirklicht; so tritt **Filina** bevorzugt im unteren und **Conochilus** im oberen Teil der euphotischen Zone auf. Dies war 1982–1983 so (LAXHUBER, 1987) und, soweit die geringen **Conochilus**-Abundanzen hier Aussagen zulassen, auch 1992. Auch im Mondsee tritt **Filina** als einzige Art bevorzugt in tieferen Wasserschichten auf (NAUWERCK, 1988).

Gastropodidae und Collotheceidae stellten 1982–1983 die Sommerformen unter den Rotatorien. Besonders **Ascomorpha ovalis** und **Gastropus stylifer** waren auch 1992 im Sommer vertreten.

Von den sechs Arten (**Collotheca mutabilis**, **C. libera**, **C. pelagica**, **Lecane spec.** und **Cephalodella spec.**), die 1982–1983, nicht aber 1992 auftraten, gehörten drei (**Collotheca pelagica**, **Lecane spec.** und **Cephalodella spec.**) bereits 1982–1983 zu den seltenen Arten. Bei den anderen drei Arten handelte es sich 1982–1983 um Sommerformen, deren Vorkommen möglicherweise auf das Nordbecken beschränkt ist (1982–1983 wurden zwei Probenahmestellen, Echowand und Eiswinkel, bearbeitet). Von den sieben 1992, nicht aber 1982–1983, vertretenen Arten waren wiederum drei seltene Arten (Einzelfunde von **Mytilinia mucronata**, **Conochilus hippocrepis** und **Asplanchna cf. priodonta**). Auch die vier anderen Arten (**Keratella cochlearis forma tecta**, **Polyarthra major**, **Pompholyx sulcata**, **Filina opoliensis**) gehörten mit durchschnittlichen Abundanzen von  $0.6\text{--}5.6 \times 10^3$  Ind.  $m^{-2}$  (0–100 m) zu den seltenen Arten. Nur zwei andere Arten, **Trichocerca spec.** und **Conochilus unicornis**, wiesen 1992 ähnlich niedrige Abundanzen auf.

Tab.66 Mittlere Abundanz pro Flächeneinheit ( $10^3$  Ind.  $m^{-2}$ ) wichtiger Rotatorienarten: Angegeben sind Werte für den oligotrophen Bodensee 1934–1935 und den Königssee 1982–1983 (WALZ et al., 1987; LAXHUBER, 1987) und den Bodensee 1991–1993 (SFB 248) sowie den Königssee 1992 (diese Untersuchung, saisonale Mittelwerte).

Art \ Abundanz ( $10^3$ Ind. $m^{-2}$ )	Bodensee 1934–1935 0–180 m	Bodensee 1991–1993 0–140 m	Königssee 1982–1983 0–170 m	Königssee 1992 0–100 m
<b>Polyarthra vulgaris/dolychoptera</b>	52	533	621	651
<b>Keratella cochlearis</b>	46	521	347	536
<b>Kellicottia longispina</b>	70	87	421	152
<b>Filina terminalis</b>	selten	16	79	100
<b>Synchaeta spec.</b>	30	365	selten	96
<b>Keratella quadrata/hiemalis</b>	2	43	18	36
<b>Ascomorpha ovalis</b>	selten	53	60	28
<b>Conochilus unicornis</b>	8	384	7	4
<b>Ascomorpha ecaudis</b>	selten	1	39	0.7
<b>Asplanchna priodonta</b>	0.2	19	fehlt	0.03
<b>Ascomorpha saltans</b>	selten	3	13	fehlt
Summe ca.	208	2025	1605	1604



Bemerkenswert ist der Einzelfund von *Asplanchna cf. priodonta*, diese Art wird weder in der Artenliste von SIEBECK (1985) noch von LAXHUBER (1987) geführt. BREHM (1906) beschreibt *Asplanchna priodonta* für das Südbecken des Königssees, und SCHINDLER (1950) fand die Art regelmäßig zwischen Mai und September in seinen Proben. Diese räuberische Rotatorienart muß somit als zwar selten, aber durchaus etabliert im Königssee gelten. Für eine geringe Abundanz räuberischer Rotatorien spricht auch das Auftreten von *Keratella cochlearis forma tecta*. Nach STEMBERGER & GILBERT (1984) ist diese *Keratella*-Form ohne Kaudaldorn sehr viel empfindlicher gegen Freßfeinde wie *Asplanchna* und kleine cycloide Copepoden, der Kaudaldorn bietet jedoch keinen Schutz gegen große cycloide Copepoden. Gleichzeitig wird die Bildung des Kaudaldorns bei *Keratella cochlearis* durch die Anwesenheit dieser Freßfeinde induziert (STEMBERGER & GILBERT, 1984).

#### 4.2.2.4.4 Rotatorien: Vergleich mit dem Bodensee

Mitte der 80er Jahre hatte, gemessen an den winterlichen Phosphat-Konzentrationen, der Bodensee das Maximum seiner Eutrophierung erreicht bzw. gerade überschritten (TILZER et al. 1991). Seitdem findet eine Reoligotrophierung statt, und die winterlichen Phosphat-Konzentrationen zu Beginn der 90er Jahre entsprechen wieder denjenigen der späten 60er bis frühen 70er Jahre, betragen aber immer noch ein vielfaches der vor 1950 vorliegenden Werte (SFB 248).

Im Bodensee traten 1984–1985 45 Rotatorienarten auf, die Biomasse lag mit ca. 4–4000 mg C m<sup>-2</sup> (0–50 m; PAULI, 1990) und durchschnittlichen Biomassen (PAULI, 1991) von 105–180 mg C m<sup>-2</sup> (Jahresdurchschnitt) bzw. 170–330 mg C m<sup>-2</sup> (saisonaler Durchschnitt) sehr viel höher als im Königssee (34±17 mg C m<sup>-2</sup>, 4–76 mg C m<sup>-2</sup>, saisonaler Durchschnitt). Während 1987 im Bodensee noch einmal eine durchschnittliche Rotatorienbiomasse von 249 mg C m<sup>-2</sup> vorlag (GELLER et al., 1991), betrug der Mittelwert für die Jahre 1987–1991 nurmehr 107 mg C m<sup>-2</sup> (SFB 248), und von 1991 bis 1993 nahm die Rotatorienbiomasse weiter von 82 mg C m<sup>-2</sup> über 26 mg C m<sup>-2</sup> auf 20 mg C m<sup>-2</sup> ab (SFB 248; die Werte von 1992–1993 stellen mit hoher Wahrscheinlichkeit eine Unterschätzung dar.).

Auch im Mondsee 1987 (NAUWERCK, 1988) werden mit Abundanzen von maximal 300 Ind. l<sup>-1</sup> (hiervon durchschnittlich 20 bzw. 30 *Keratella cochlearis* und *Polyarthra vulgaris*) etwa doppelt so hohe Abundanzen wie im Königssee (66±32 Ind. l<sup>-1</sup>; 9–149 Ind. l<sup>-1</sup> in 0–20 m) erreicht.

Die Rotatorien des Bodensees zeichnen sich regelmäßig durch geringe Winterwerte, einen steilen Anstieg im Frühjahr und hohe Fluktuationen im Sommer und Herbst aus (PAULI, 1990). Die 1984–1985 im Bodensee erreichten Maximalabundanzen (PAULI, 1990) der wichtigsten Königsseearten lagen z.B. um den Faktor 1–3 (*Polyarthra vulgaris*), 2–4 (*Kellicottia longispina*)

und 4–20 (*Keratella cochlearis*) höher als im Königssee 1992, einige für den Bodensee bedeutsame Arten übertreffen im Maximum (von 1984–1985) die Königsseemaxima (von 1992) um den Faktor 389–565 (*Conochilus unicornis*) oder 750–2750 (*Asplanchna priodonta*).

Nach WALZ et al. (1987) ist die Individuendichte der Rotatorien, bei 70 %iger Übereinstimmung des Arteninventars, im Königssee (1982–1983) im allgemeinen fünf mal höher als im oligotrophen Bodensee der 30er Jahre. Für die drei wichtigsten Gruppen des Königssees (*Polyarthra vulgaris/dolichoptera*, *Keratella cochlearis*, *Kellicottia longispina*) liegen die Abundanzen im Königssee (1982–1983) sogar um den Faktor 6–12 höher als im Bodensee (1934–1935). Diese Verhältnisse gelten auch für das Untersuchungsjahr 1992, die etwas höheren Werte (1992 gegenüber 1982–1983) in Tabelle 66 gehen auf Kosten der unterschiedlichen Mittelwertbildung (1992 saisonale Mittelwerte von April bis Dezember). Im Bodensee haben sich die Rotatorienabundanzen seit den 30er Jahren etwa verzehnfacht. Damit liegen die Rotatorienabundanzen im Königssee (1982–1983 und 1992) nur noch geringfügig niedriger als im Bodensee (1991–1993), ja einige Arten (*Filinia terminalis*, *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*) erreichen im oligotrophen Königssee höhere Abundanzen als im mesotrophen Bodensee der frühen 90er Jahre.

Die Rotatorienbiomasse war im Bodensee 1984–1985 um eine Größenordnung kleiner als die Phytoplanktonbiomasse, zu der ihre Entwicklung etwa parallel verlief (PAULI, 1990). Im Königssee lag die Phytoplanktonbiomasse beinahe um zwei Größenordnungen höher als die Rotatorienbiomasse, und die typisch zweigipflige Phytoplanktonentwicklung wurde von den Rotatorien nicht abgebildet. Der Verlauf der Rotatorienbiomasse im Königssee deutet auf einen wesentlichen Einfluß der Temperatur als Steuerungsfaktor hin.

Die Gattung *Polyarthra* tritt sowohl im Bodensee als auch im Königssee perennierend und besonders häufig im Sommer und Herbst auf. Während die Abundanzen im Bodensee typischerweise ab April steil ansteigen und ihr Maximum im Mai/Juni ausbilden (PAULI, 1990 für 1984–1985 und SFB 248 für 1991–1993), erfolgt dieser Anstieg im Königssee erst ab Anfang Juni (LAXHUBER, 1987 für 1982–1983 und diese Untersuchung für 1992), wie es auch WALZ et al. (1987) für den oligotrophen Bodensee von 1934–1935 beschreiben.

*Kellicottia longispina* ist ebenfalls in beiden Seen perennierend, aber im Gegensatz zu *Polyarthra* bildet *K. longispina* ihr Maximum im Königssee früher, etwa im Juni, als im Bodensee, etwa August/September, aus (LAXHUBER, 1987; WALZ et al., 1987; PAULI, 1990; SFB 248; diese Untersuchung).

*Keratella cochlearis* ist die dritte perennierende Art beider Seen, sie ist in höheren Abundanzen zwischen Juni und September vertreten und erreicht ihr Maximum im Bodensee meist September/Okttober. Letzteres gilt wohl allgemein auch für den Königssee, nur im besonders warmen Jahr 1992 wurde das Jahresmaximum bereits im Frühjahr erreicht (LAXHUBER, 1987; WALZ et al., 1987; PAULI, 1990; SFB 248; diese Untersuchung).

#### 4.2.2.4.5 Rotatorien und ihr potentielles Nahrungsangebot

Die Entwicklung von planktischen Rotatorien-gesellschaften wird wesentlich durch die Temperatur, von der wichtige physiologische Parameter wie z.B. Entwicklungsgeschwindigkeit und Wachstumsraten abhängen, gesteuert (z.B. HERZIG, 1983; MIRACLE & SERRA, 1989; BERZINS & PEJLER, 1989). Darüber hinaus sind das Nahrungsangebot, der Fraßdruck sowie intra- und interspezifische Konkurrenz von Bedeutung.

GILBERT & BOGDAN (1984) untersuchten die Nahrungsaufnahme verschiedener Rotatorienarten mit Hilfe markierter Futterorganismen. Diesen Autoren zufolge sind *Keratella cochlearis*, *Kellicottia bostoniensis* und *Conochilus dossuarius* Nahrungsgeneralisten, die Nahrungspartikel von Bakteriengröße (etwa  $2 \times 0,5 \mu\text{m}$ ) bis Phytoplanktonzellen wie *Euglena gracilis* (etwa  $48 \times 8 \mu\text{m}$ ) mit einer gewissen Präferenz im mittleren Bereich (*Chlamydomonas reinhardtii*, Durchmesser  $7 \mu\text{m}$ , und einige kleine Cryptomonaden) annehmen. Im Gegensatz dazu werden *Polyarthra vulgaris*, *P. dolychoptera*, *P. eurypetra* und *Synchaeta pectinata* als Spezialisten mit einem sehr viel engeren Nahrungsspektrum (vor allem kleinen Cryptomonaden wie z.B. *Cryptomonas ovata*, *C. erosa*, *C. phaseolus*) bezeichnet.

Nanoflagellaten werden von *Keratella cochlearis*, *Kellicottia bostoniensis*, *Polyarthra vulgaris* und *P. spec.*, Ciliaten besonders von *Synchaeta pectinata* als Nahrung aufgenommen (Review von SANDERS & WICKHAM, 1993).

Größere Formen, wie z.B. *Notholca squamula*, fressen aber auch pennale Diatomeen wie *Asterionella formosa* ( $3,2 \text{ Zellen h}^{-1}$  bei  $6^\circ\text{C}$  und  $11,5 \text{ Zellen h}^{-1}$  bei  $10^\circ\text{C}$ ; MAY, 1980).

Nach POURRIOT (1977) nehmen filtrierende Rotatorienarten, wie z.B. *Conochilus unicornis*, *C. hippocre-*

*pis*, *Filinia longiseta*, *Pompholyx sulcata* und *Keratella cochlearis*, besonders Bakterien und Detritus als Nahrung, wobei *Keratella cochlearis* auch kleine Chrysomonadales, *K. quadrata* aber Chlorococcales und Volvocales bevorzugt. Kleine centriscche Diatomeen werden von allen *Keratella*-Arten von *Kellicottia longispina* gefressen, von *Notholca acuminata* sogar bevorzugt, letztere frisst auch pennale Diatomeen (POURRIOT, 1977). Unter den Rotatorien vom Greifer-Typ, im Königssee z.B. *Ascomorpha ovalis*, *Polyarthra vulgaris/dolichoptera* und *Synchaeta*, ist *Ascomorpha ovalis* auf Dinoflagellaten spezialisiert (1992 kein Zusammenhang erkennbar), und die anderen genannten Arten bevorzugen Cryptomonadales und z.T. Chrysomonadales (POURRIOT, 1977).

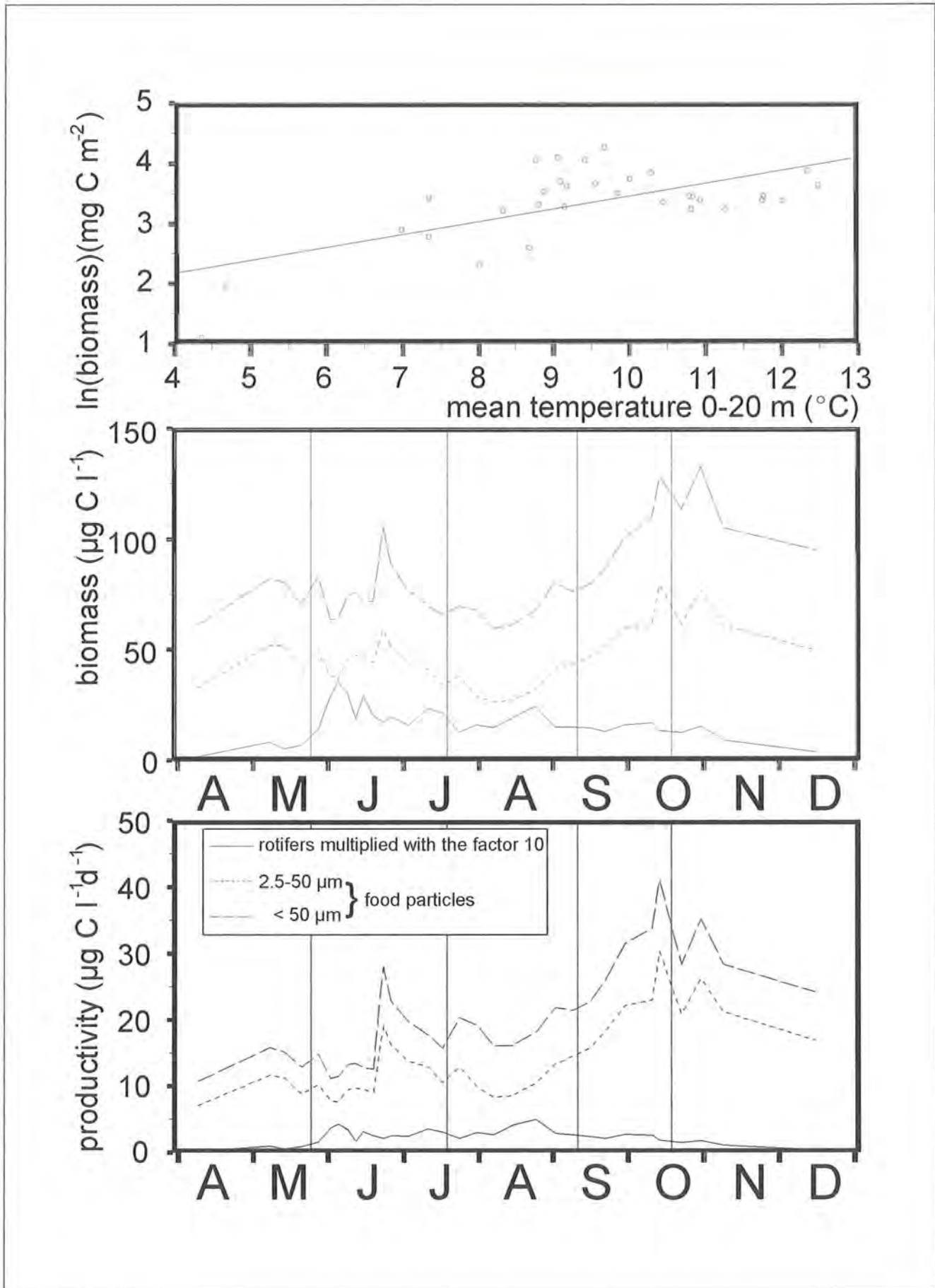
STEMBERGER & GILBERT (1985 a & b) stellten fest, daß die „threshold food“-Konzentration (Konzentration, bei der die Population gerade Nullwachstum zeigt) in Abhängigkeit von der Körpergröße der Rotatorien etwa um den Faktor 17 variiert. Kleine Rotatorienarten haben niedrigere „threshold“-Konzentrationen und erlangen bereits bei geringerer Futterkonzentration halbmaximale Wachstumsraten („threshold“-Konzentrationen z.B. für *Keratella cochlearis* von  $10 \text{ ng C l}^{-1}$  mit *Rhodomonas minuta* =  $30 \mu\text{g C l}^{-1}$ , für *Polyarthra remata* von  $20 \text{ ng C l}^{-1}$  mit *Cryptomonas erosa* =  $50 \mu\text{g C l}^{-1}$  und für zwei *Synchaeta*-Arten von  $35\text{--}115 \text{ ng C l}^{-1}$  mit *C. erosa* und *C. ovata*= $70\text{--}250 \mu\text{g C l}^{-1}$ ; STEMBERGER & GILBERT, 1985 a & b).

In Abbildung 72 ist die Rotatorien-Biomasse im Königssee und einigen potentiellen („bottom-up“-) Steuerungsmechanismen dargestellt. Der Zusammenhang der (logarithmierten) Rotatorien-Biomasse mit der Temperatur ( $y=ax+b$ :  $a=0,21\pm 0,05$  [ $\pm$ Standardfehler];  $b=1,31\pm 0,44$ ; Regressionskoeffizient=0,43;  $n=32$ ) ist deutlicher ausgeprägt, als dies bei den Ciliaten der Fall war. Bei einer Zunahme der Temperatur um  $10^\circ\text{C}$  steigt die Biomasse um

Tab. 67: Biomasse und Produktivität der Rotatorien und ihrer potentiellen Nahrungsquellen: Gegenübergestellt sind die Werte für den gesamten Untersuchungszeitraum ( $n=32$ ), das Frühjahr/Frühsummer (Phasen II und III;  $n=19$ ) und die restliche Zeit (Phasen I, IV und V;  $n=13$ ). Die Gruppe „Partikel  $2,5\text{--}50 \mu\text{m}$ “ umfaßt eukaryotische Algen, HNF und Ciliaten, in der Gruppe „Partikel  $<50 \mu\text{m}$ “ sind zusätzlich Bakterien und APP enthalten.

Gruppe	Biomasse ( $\mu\text{g C l}^{-1}$ )				Produktion ( $\mu\text{g C l}^{-1} \text{ d}^{-1}$ )		
	n	Mittel. $\pm$ Std.	Vk.	Min.–Max.	Mittel. $\pm$ Std.	Vk.	Min.–Max.
Rotatorien	13	$0,8 \pm 0,5$	57,8	0,2– 1,7	$0,1 \pm 0,08$	74,3	0,01– 0,3
	19	$2,0 \pm 0,6$	30,0	1,3– 3,5	$0,3 \pm 0,1$	32,8	0,2– 0,5
	32	$1,3 \pm 0,8$	60,7	0,2– 3,5	$0,2 \pm 0,1$	70,7	0,01– 0,5
Partikel $2,5\text{--}50 \mu\text{m}$	13	$52,8 \pm 9,2$	17,5	32,6– 79,4	$16,2 \pm 5,4$	33,3	7,0–30,3
	19	$39,6 \pm 8,6$	21,8	26,1– 58,9	$11,1 \pm 2,9$	25,7	7,6–19,0
	32	$47,5 \pm 11,0$	23,2	26,1– 79,4	$14,1 \pm 5,2$	32,7	7,0–30,3
Partikel $0,2\text{--}50 \mu\text{m}$	13	$92,6 \pm 16,2$	17,5	61,1–132,3	$22,7 \pm 7,5$	33,2	10,7–41,2
	19	$72,7 \pm 10,5$	14,4	59,2–105,4	$17,2 \pm 4,1$	23,7	11,1–28,0
	32	$84,6 \pm 17,2$	20,4	59,2–132,3	$20,5 \pm 6,9$	33,8	10,7–41,2
Rotatorien : Futter [( $2,5\text{--}50 \mu\text{m}$ ) – ( $0,2\text{--}50 \mu\text{m}$ )]	13	1 : 64,7–113,5			1 : 154,2–216,7		
	19	1 : 19,9– 36,4			1 : 36,8– 57,1		
	32	1 : 36,7– 65,7			1 : 77,1–111,8		





**Abb. 72:** Rotatorien-Biomasse und potentielle Steuerungsmechanismen: Regression der Rotatorien-Biomasse (logarithmiert) und der Durchschnittstemperatur 0-20 m (oben); Rotatorien-Biomasse (zehnfach überhöht) und potentielle Futterpartikel ( $\mu\text{g C l}^{-1}$ ): die Gruppe „Partikel 2.5-50  $\mu\text{m}$ “ umfaßt eukaryotisches Phytoplankton, HNF und Ciliaten, die Gruppe „Partikel <50  $\mu\text{m}$ “ zusätzlich Bakterien und APP (Mitte); Produktivität ( $\mu\text{g C l}^{-1} \text{d}^{-1}$ ) der Rotatorien (zehnfach überhöht) und ihrer potentiellen Futterorganismen (unten).

Tab. 68: Literaturübersicht zur Artkonstanz des pelagischen Zooplanktonbestandes.

Gruppe	IMHOF (1887)	HOFER (1896)	BREHM (1906)	SCHINDLER (1950)	SIEBECK (1985)
Copepoden	<i>Cyclops spec.</i> <i>Diaptomus spec.</i>	<i>C. strenuus</i> <i>D. gracilis</i>	<i>C. strenuus</i> <i>D. bacillifer</i>	<i>C. strenuus</i> <i>D. bacillifer</i>	<i>C. abyssorum</i> <i>Arctodiaptomus alpinus</i>
Cladoceren	<i>Bosmina spec.</i> <i>Daphnia spec.</i> <i>Daphnia spec.</i>	<i>B. longispina</i> <i>D. hyalina</i> <i>D. spec.</i>	<i>B. coregoni</i> <i>D. hyalina</i> <i>Ceriodaphnia quadrangula</i>	<i>B. coregoni</i> <i>D. longispina</i> <i>C. quadrangula</i>	<i>B. longispina</i> <i>D. hyalina</i> <i>C. quadrangula</i>

den Faktor neun. Im Temperaturbereich unterhalb von 10°C war die Regression der logarithmierten Rotatorien-Biomasse mit der Temperatur noch deutlicher ausgeprägt ( $y=ax+b$ :  $a=0.44\pm 0.07$  [ $\pm$ Standardfehler];  $b=-0.41\pm 0.56$ ; Regressionskoeffizient=0.72;  $n=19$ ). Hier deutet sich möglicherweise die Optimierung der Königssee-Rotatorien auf die normalerweise kälteren Wassertemperaturen, aber auch die im Hochsommer zunehmende Konkurrenz der herbivoren Crustaceen an.

Als potentielle Nahrungspartikel wurden eukaryotische Phytoplankter mit maximalen Zellabmaßen (einer Dimension) von bis zu 50  $\mu\text{m}$ , HNF und Ciliaten gewählt, die Untergrenze wurde – wie bereits bei den Ciliaten – einmal zu 2.5  $\mu\text{m}$  (also ohne Bakterien und APP) und einmal bei etwa 0.2  $\mu\text{m}$  (also mit Bakterien und APP) angesetzt. Biomasse und Produktivität der Rotatorien (in Abb. 72 zehnfach überhöht) erreichten ihre Maxima in Phase II, waren aber auch in Phase III noch vergleichsweise hoch, diese beiden Phasen ( $n=19$ ) wurden in Tabelle 67 der restlichen Zeit ( $n=13$ ) gegenübergestellt. Die Mittelwerte dieser beiden Teilzeiträume sind signifikant (Produktivität potentieller Futterpartikel 0.2–50  $\mu\text{m}$ ,  $p=0.0174$ ) bis hochsignifikant (Rotatorien-Biomasse  $p=0.0001$  und -produktivität,  $p=0.0002$ ; Biomasse Partikel 2.5–50  $\mu\text{m}$ ,  $p=0.0010$  und Produktivität,  $p=0.0064$ ; Biomasse Partikel <50  $\mu\text{m}$ ,  $p=0.0021$ ) voneinander verschieden. Die Verhältnisse der Produktivität der Rotatorien und ihrer potentiellen Nahrungspartikel zeigen, daß die Rotatorien noch weit weniger als die Ciliaten in der Lage sind, den Bestand ihrer Nahrungsgrundlage zu kontrollieren.

Andersherum deuten die Konzentrationen der potentiellen Nahrungspartikel von durchschnittlich knapp 40  $\mu\text{g C l}^{-1}$  in Phase II und III eine ausreichende Nahrungsversorgung zumindest der kleineren Rotatorienarten („threshold food“-Konzentration von 20–30  $\mu\text{g C l}^{-1}$ ) an. Werte von weniger als 30  $\mu\text{g C l}^{-1}$  treten nur in der ersten Augusthälfte kurzzeitig auf. Werden zu diesen Partikeln 2.5–50  $\mu\text{m}$  noch diejenigen <2.5  $\mu\text{m}$  hinzugenommen, so verdoppelt sich das Nahrungsangebot in Phase II und III beinahe. Größere Rotatorienarten mit höheren Mindestansprüchen an die Futterkonzentration dürften im Königssee allerdings durchaus in futterlimitierten Situationen geraten.

Im Lake Michigan wird das Auftreten der weichhäutigen, langsamen *Synchaeta* einerseits durch das Futterangebot (kleine Flagellaten und andere Phytoplank-

ter <30  $\mu\text{m}$ ) und andererseits durch die Anwesenheit höherer Copepoditstadien von *Cyclops bicuspidatus thomasi* gesteuert und auf das Frühjahr begrenzt, im Sommer treten vermehrt fraßresistente Formen wie *Keratella cochlearis* und *Kellicottia longispina* (Dornen) oder *Conochilus unicornis* (Kolonien) sowie schnellflüchtende Formen wie *Polyarthra vulgaris* auf (STEMBERGER & EVANS, 1984). Auch WILLIAMSON (1983) beschreibt besonders cyclopide und z.T. auch calanoiden Copepoden als Freßfeinde der Rotatorien.

Die durchschnittliche Biomassekonzentration (knapp 1.5  $\mu\text{g C l}^{-1}$  in der euphotischen Zone) und die Artenzusammensetzung (etwa 20 Arten) der Rotatorien waren 1992 im Königssee gegenüber 1982–1983 nahezu unverändert. Wenige Arten (*Polyarthra vulgaris/dolichoptera*-Gruppe, *Kellicottia longispina*, *Keratella cochlearis*) dominieren (80–90 % der Biomasse) die Rotatoriengesellschaft. Auffällig ist die äußerst geringe, aber auch historisch belegte Abundanz großer, räuberischer Formen (*Asplanchna*). Der geschätzte Nahrungsbedarf der Rotatorien des Königssees lag noch weiter unter der Produktion ihrer potentiellen Nahrungsgrundlage, als dies bei den Ciliaten der Fall war.

#### 4.2.2.4.6 Crustaceen: Arteninventar und Sukzession

Die 1992 aufgetretenen fünf pelagischen Crustaceen-Arten bilden seit langem den Bestand des Königssee-Planktons (Tab. 68). Der Gattungsbestand des Crustaceen-Zooplanktons des Königssees ist seit IMHOF (1887) bekannt. Bei dem von SCHINDLER (1950), BREHM (1906) und HOFER (1896) für den Königssee beschriebenen *Cyclops strenuus* handelt es sich, wie bereits LEMMER (1979) und SIEBECK (1985) schreiben, nach EINSLE (1975) um *Cyclops abyssorum*. Der von BREHM (1906) und SCHINDLER (1950) beschriebene *Diaptomus bacillifer* des Königssees wird von KIEFER (1971) als *Arctodiaptomus alpinus* bestimmt. Der von HOFER (1896) aufgeführte *Diaptomus gracilis* wird bereits von BREHM (1906) zu *D. bacillifer* nachbestimmt. Während HOFER (1896) und BREHM (1906) *Daphnia hyalina* als eine der beiden Daphniden nennen, führt SCHINDLER (1950) statt dessen *D. longispi-*



na, was bei der Ähnlichkeit innerhalb dieser Artgruppe (FLÖSSNER, 1972) keinen Wechsel bedeuten muß (SIEBECK, 1985). Ähnliches gilt für die Gattung **Bosmina**. **Ceriodaphnia quadrangula** wurde zuerst von BREHM (1906) bestimmt, der auch auf die Besonderheit der Königssee-Population, den stark ausgeprägten Haken, hinwies.

BREHM (1906) führt **Simocephalus vetulus**, **Peratocantha truncata**, **Pleuroxus aduncus**, **Acroperus angustatus** und **Chydorus spec.** als Litoralformen des Südufers auf und konstatiert das auffällige Fehlen von **Leptodora** und **Bythotrephes**, also großer räuberischer Crustaceen des Pelagials. **Simocephalus vetulus** und **Pleuroxus uncinatus** werden von GERSTMELER (1990 & 1985) vereinzelt in Fischmägen gefunden.

Nach HOFER (1896) wurde das Crustaceenplankton im Juli 1895 von der calanoiden Copepodenart dominiert, wohingegen alle anderen Arten sehr selten waren. Ebenso beschreiben BREHM & ZEDERBAUER (1906) **Diaptomus** als die herrschende Planktonform des Sommers. Auch in SCHINDLER's Untersuchung (1950) war die relative Häufigkeit der calanoiden Copepoden Ende der 40er Jahre geringfügig höher als die der cyclopiden Art. Im Gegensatz dazu bezeichnet SIEBECK (1985) den Königssee als „**Cyclops abyssorum**-See“ und auch 1992 dominierte diese Art das Zooplankton. Wenn auch die älteren Untersuchungen keine eindeutigen Quantifizierungen bringen und es sich zumeist um einmalige oder nur wenige Beprobungen handelt, so deutet sich hier eine Verschiebung innerhalb des Zooplanktons in der zweiten Jahrhunderthälfte an.

Erste Angaben zur Sukzession finden sich bei SCHINDLER (1950), dieser beschreibt für die Jahre 1947 bis 1949 ein „*gewisses diametrales Verhalten*“ der Daphniden und der Copepoden. Während letztere vor allem in den kühleren Monaten auftreten, kommt es in der warmen Jahreszeit zu einer explosionsartigen Vermehrung (etwa Mitte Juli bis Anfang/Mitte September) von **Daphnia** und **Ceriodaphnia**. SCHINDLER führt diese Massenvermehrung auf das Erreichen der Optimaltemperatur der Organismen zurück. Ein gleichlaufendes Sukzessionsmuster von Copepoden und Cladoceren wird auch von SIEBECK (1985) für die Jahre 1978–1980 beschrieben: Mehr als ein Viertel der Crustaceen-Abundanz wird 1978 von Juli bis Oktober (maximal etwa die Hälfte Ende September), 1979 ab Juni und 1980 im Juni und Juli durch Cladoceren bestritten. Die Copepoden hingegen erreichen einen Anteil von neun Zehntel und

mehr im Mai 1978, von November 1978 bis April 1979 und auch 1980 liegt ihr Anteil nur von Mai bis Oktober darunter.

Auch 1992 wird das Crustaceen-Plankton besonders in der warmen Jahreszeit durch Cladoceren geprägt. Diese erreichen im August einen abundanzbezogenen Anteil von 50–70 % und von Mitte Juni bis Mitte Oktober ist ihr Anteil mit 25–50 % überdurchschnittlich hoch (gewichteter mittlerer Anteil  $25.6 \pm 20.1$  %; Variationskoeffizient 78.7 %; Range 3.8–70.9 %). Copepoden hingegen haben von Untersuchungsbeginn bis Anfang Juni sowie von Mitte Oktober bis Untersuchungsende überdurchschnittliche Anteile von zumeist über 85 % (gewichteter mittlerer Anteil  $74.4 \pm 20.1$  %; Variationskoeffizient 27.0 %; Range 29.1–96.2 %).

#### 4.2.2.4.7 Crustaceen: Temperatur als Steuerungsmechanismus

Einen wesentlichen Einfluß der Temperatur auf die Cladocerenentwicklung, wie ihn bereits SCHINDLER (1950) angedeutet hat, zeigt der exponentielle Anstieg der Biomasse dieser Gruppe mit der Temperatur an (vgl. Tab. 69). Da die Gruppe der herbivoren Crustaceen in starkem Maß durch die Cladoceren dominiert wird, findet sich dieser Zusammenhang auch bei dieser Gruppe. Die carnivoren Crustaceen, im Königssee **Cyclops abyssorum**, folgen einem durch ihre Individualentwicklung (Diapause) vorgeschriebenen Muster, ein direkter Zusammenhang von carnivorer Crustaceenbiomasse und Temperatur war nicht gegeben.

ALLAN (1977) untersuchte die aus **Daphnia ambigua**, **Ceriodaphnia quadrangula**, **Bosmina longirostris** und drei cyclopiden Copepoden bestehende Crustaceen-Gesellschaft eines kleinen eutrophen Sees. Bei bereits im zeitigen Frühjahr guter Nahrungsversorgung wurde die Sukzession der Cladoceren weitgehend von der Temperatur gesteuert: **Bosmina** erreichte positive Schlupfraten bereits bei 0°C, während dies für **Daphnia** ab etwa 4–6°C und für **Ceriodaphnia** erst ab 9–12°C der Fall war.

#### 4.2.2.4.8 Crustaceen: das potentielle Nahrungsangebot

**Daphnia** ist ein relativ unspezifischer Filtrierer, der ein weites Nahrungsspektrum nutzen kann (DeMOTT, 1989). In einem Gemisch aus **Chlamydomonas** ( $150 \mu\text{m}^3$ ) und

Tab. 69: Temperaturabhängigkeit der Crustaceenentwicklung: Lineare Regression der logarithmierten Biomasse mit der Temperatur (Durchschnittstemperatur der obersten 30 m), ( $y=ax+b$ ; SE=Standardfehler;  $r^2$ =Regressionskoeffizient;  $Q_{10}$ =Vervielfachung der Biomasse bei einem Temperaturanstieg um 10°C; n=32). Cladoceren=**Daphnia hyalina**, **Ceriodaphnia quadrangula** und **Bosmina longispina**; herbivore Crustaceen=Cladoceren plus **Arctodiaptomus alpinus** und Nauplien der carnivoren Copepoden; carnivore Crustaceen=Copepodit- und Adultstadien von **Cyclops abyssorum**.

Gruppe	$y=ax+b$	$a \pm SE$	$b \pm SE$	$r^2$	$Q_{10}$
Cladoceren		$0.62 \pm 0.08$	$1.25 \pm 0.64$	0.64	491.9
herbivore Crustaceen		$0.45 \pm 0.06$	$3.03 \pm 0.47$	0.63	87.8
alle Crustaceen		$0.2 \pm 0.05$	$5.60 \pm 0.35$	0.40	8.2
carnivore Crustaceen		$-0.05 \pm 0.06$	$6.78 \pm 0.44$	0.02	0.2

Tab. 70: Biomasse und Produktivität der herbivoren Crustaceen und ihrer potentiellen Nahrungsquellen: Gegenübergestellt sind die Werte für den gesamten Untersuchungszeitraum (n=32), die warme (Phasen III; n=7) und die kalte Zeit (Phasen I, II, IV und V; n=25). Die Gruppe „Partikel 2.5–50 µm“ umfaßt eukaryotische Algen, HNF und Ciliaten, in der Gruppe „Partikel 0.2–50 µm“ sind zusätzlich Bakterien und APP enthalten.

Gruppe	n	Biomasse (µg C l <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup> )			Produktion (µg C l <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup> )		
		Mittel.±Std.	Vk.	Min.–Max.	Mittel.±Std.	Vk.	Min.–Max.
herbivore Crustaceen	25	23.3±13.4	57.6	6.7– 53.5	0.4±0.6	137.4	0.07– 2.1
	7	74.9±25.6	34.1	27.2–119.4	3.0±1.0	34.1	1.1– 4.8
	32	31.9±25.1	78.7	6.7–119.4	0.9±1.2	138.0	0.07– 4.8
Partikel 2.5–50 µm	25	50.5± 9.2	18.2	32.6– 79.4	14.8±5.3	36.1	7.0–30.3
	7	32.4± 5.9	18.3	26.1– 43.4	10.7±2.1	19.6	8.3–14.5
	32	47.5±11.0	23.2	26.1– 79.4	14.1±5.2	36.7	7.0–30.3
Partikel 0.2–50 µm	25	88.0±16.7	18.9	61.1–132.3	20.9±7.5	35.8	10.7–41.2
	7	67.6± 6.6	9.8	59.2– 80.4	18.5±2.1	11.2	16.0–21.8
	32	84.6±17.2	20.4	59.2–132.3	20.5±6.9	33.8	10.7–41.2
herbivore Crustaceen : Futter [(2.5–50 µm) – (0.2–50 µm)]	25	1 : 2.2–3.8			1 : 35.4–50.0		
	7	1 : 0.4–0.9			1 : 3.6– 6.2		
	32	1 : 1.5–2.7			1 : 16.6–24.1		

**Aerobacter** (0.3 µm<sup>3</sup>) erreicht **Daphnia rosea** gleiche clearance-Raten für beide Futterpartikel, **Bosmina longirostris** hingegen selektiert 2.8–13.7 mal mehr Algen als Bakterien (DeMOTT, 1982). **Bosmina** scheint jedoch verschiedene Nahrungsstrategien nutzen zu können, HESSEN (1985) fand im Herbst dreifach höhere clearance-Raten für Partikel mit 0.5 µm Durchmesser im Vergleich zu Partikeln mit 1.0 µm Durchmesser. Nach GELLER & MÜLLER (1981) ist **Bosmina** auf Partikel im Bereich von 1–20 µm Durchmesser spezialisiert. Verschiedene Arten der Gattung **Daphnia** sind in der Lage, Bakterien zumindest als supplementäre Nahrungsquelle zu nutzen, dies zeigte BRENDLBERGER (1985 & 1991) im Laborversuch mit radioaktiv markierten Futterpartikeln, GOPHEN & GELLER (1984) im Versuch mit Latexpartikeln und GELLER & MÜLLER (1981) anhand von Vermessungen des Filterapparates. HESSEN (1985) kombinierte verschiedene Untersuchungstechniken (Fütterungsversuche mit Latex-beads und mit markierten Bakterien bzw. Hefezellen sowie Vermessungen des Filterapparates) und kam zum gleichen Ergebnis. Auch **Ceriodaphnia** ist in der Lage, Bakterien als Nahrungsressource zu nutzen (HESSEN, 1985; GELLER & MÜLLER, 1981). Nach CRISMAN et al. (1981) nimmt der Anteil bakteriovorer Ernährungsweise der Mesozooplankter mit zunehmender Körpergröße ab, der algivore Anteil hingegen zu.

Der maximale Durchmesser ingestierbarer Partikel wird nach BURNS (1968) durch die Formel

$$D = 22 \times L + 4.87$$

beschrieben (D=Maximaldurchmesser ingestierter Partikel in µm; L=Körperlänge in mm). Für den Königssee ergäben sich hieraus maximal ingestierbare Partikeldurchmesser von 40 µm für **Daphnia hyalina** und 25 µm für **Ceriodaphnia quadrangula** und **Bosmina longispina**. Die im Versuch mit sphärischen Plastik-beads

gewonnene Formel vernachlässigt aber die Möglichkeit nicht-sphärische Futterpartikel in geeigneter Orientierung zu ingestieren, sofern diese mit den Mandibeln zerkleinert werden können (DeMOTT, 1989). So beschreibt INFANTE (1973) hohe Ingestionsraten von **Asterionella-formosa**-Zellen (Durchmesser 120 µm) für **Daphnia longispina** und **D. pulex**. HOLM et al. (1983) zeigten, daß **Daphnia pulex** bis zu 1.5 mm lange Filamente von **Aphanizomenon flos-aquae** aufnehmen kann. Die in Anlehnung an LAMPERT (1978) für diese Untersuchung gewählte Obergrenze ingestierbarer Partikel von 50 µm versucht diesem Umstand Rechnung zu tragen. Einerseits bleiben so immer noch eine ganze Reihe potentiell ingestierbarer Futterpartikel ausgeschlossen (z.B. **Asterionella**), andererseits wird die Obergrenze von 50 µm von LAMPERT (1978) selbst als sehr hoch eingeschätzt und dies für die größeren Crustaceen des Bodensees.

Cladoceren haben als Filtrierer wenig Möglichkeiten, zwischen verschiedenen Nahrungspartikeln zu diskriminieren. Die Untergrenze der Partikel wird durch die Abstände der Setulae und die Obergrenze durch die Öffnungsweite der Carapaxschalen festgelegt (DeMott, 1989). Bei toxischer oder zu großer Nahrung wird die Filtrierate reduziert (LAMPERT, 1981; JARVIS, 1986), bzw. es können Partikel mit Hilfe der Postabdominalklaue entfernt werden oder/und die Öffnungsweite der Carapaxschalen reduziert werden (GLIWICZ & SIEDLAR, 1980).

Im Gegensatz zu den Cladoceren sind calanoide Copepoden in der Lage, zwischen einzelnen Futterpartikeln auszuwählen (Reviews von KOEHL, 1984 und PRICE, 1988). Calanoide Copepoden bevorzugen deutlich größere Nahrungspartikel als Cladoceren. In Fütterungsversuchen von PAFFENHÖFER (1984) reduzierten **Paracalanus spec.** und **Eucalanus pileatus** Nahrungspar-



tikel über 10 µm Durchmesser nahezu vollständig, während die gleichzeitig angebotenen Partikel von 6 µm Durchmesser nur in geringem Maße angenommen wurden. NIVAL & NIVAL (1976) berücksichtigten in ihren Versuchen mit dem herbivoren, marinen, calanoiden Copepoden **Acartia clausi** auch die unterschiedlichen Entwicklungsstadien. Während die ersten Copepoditstadien Partikel von 3 µm aufnahmen (100 % Effizienz ab 5 µm), lag die Untergrenze von adulten Tieren bei 7 µm (100 % Effizienz ab 12 µm). Nach HODKIN & RIPPINGALE (1971) nimmt die Effizienz der Ingestion bei **Acartia clausi** ab Partikelgrößen von 250 µm stark ab.

In ihrem Reviewartikel beschreiben SANDERS & WICKHAM (1993), daß **Cyclops abyssorum** (wie auch andere cylopide Copepoden) Ciliaten (**Halteria**) ingestiert. Auch verschiedene Cladocerenarten (**Daphnia ssp.** und **Bosmina ssp.**) nutzen verschiedene Ciliatenarten als Nahrungspartikel. STOECKER & EGLOF (1987) und JONSSON & TISELIUS (1990) zeigen, daß der calanoid Copepode **Acartia tonsa** Ciliatenpopulationen (**Strobilidium spiralis** und **Strombidium reticulatum**) bis auf sehr niedrige Werte reduzieren kann.

LAMPERT (1977) bestimmte im Laborversuch für **Daphnia pulex** eine kritische Futterkonzentration der Individuen (individueller Schwellenwert), „bei der die Stoffwechselverluste gerade durch die Assimilation gedeckt werden können, so daß die Masse des Tieres konstant bleibt“, und „die kritische Konzentration für die Population, die eine so hohe Produktion ermöglicht, daß alle durch natürliche Mortalität und Räuber bedingten Biomasseverluste der Population ausgeglichen werden“. Diese „kritische Konzentration der Population kann nicht als artspezifisch bestimmt werden, da sie von der Mortalität abhängt.“ Bei Temperaturen von 10–20°C lag der Wert der kritischen Konzentration der Individuen bei 50 µg C l<sup>-1</sup> (**Scenedesmus**, Tiere von 1–3 mm Länge). Im Temperaturbereich von 20–25°C stieg die Schwellenwert-Konzentration sehr schnell auf 80–120 µg C l<sup>-1</sup> an. Nach KERSTING (1983) gilt für **Daphnia magna** ein Wert von 60–80 µg C l<sup>-1</sup> (**Chlorella**). Im Freiland fand LAMPERT (1978) mit 200 µg C l<sup>-1</sup> einen doppelt so hohen Schwellenwert für die Eiproduktion wie im Laborversuch (100 µg C l<sup>-1</sup>).

Kleine Arten haben bei geringen Futterkonzentrationen höhere spezifische Wachstumsraten als größere Arten, letztere sind bei höheren Futterkonzentrationen überlegen. Dies zeigten TESSIER & GOULDEN (1987) für **Ceriodaphnia reticulata** im Vergleich zu drei **Daphnia**-Arten. Bei 20°C und 1000 bis ca. 3000 **Ankistrodesmus falcatus**-Zellen ml<sup>-1</sup> wuchs **Ceriodaphnia** schneller, bei höherer Futterkonzentration war **Daphnia** überlegen.

Die gewichtsbezogenen (spezifischen) Ingestionsraten bei hohen Futterkonzentrationen (**Chlamydomonas**) sind für **Daphnia** und **Bosmina** ähnlich, bei niedrigen Futterkonzentrationen erreichte **Bosmina** 1.6–4.8 mal höhere Werte (DeMOTT, 1982).

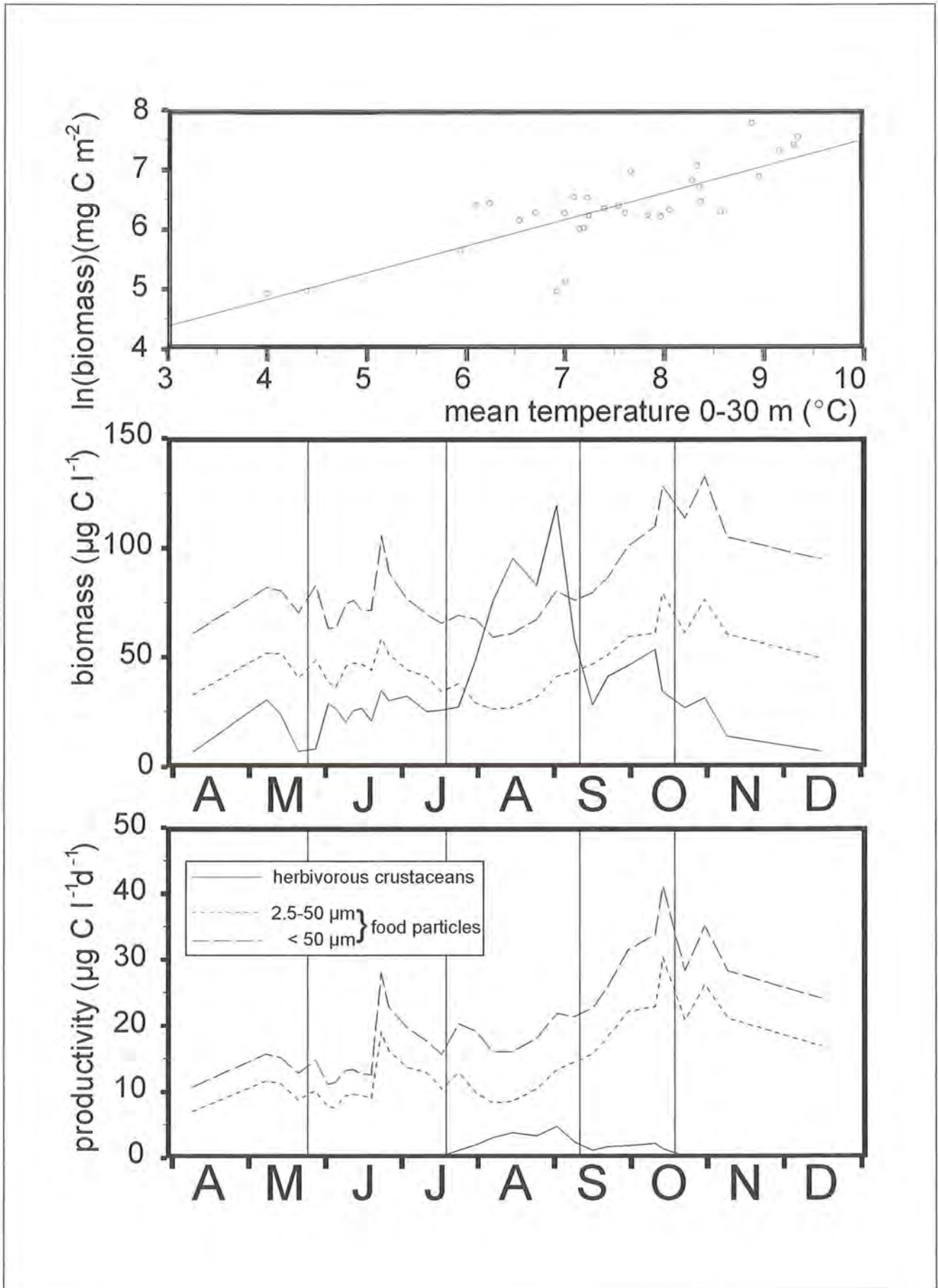
PACE (1986) untersuchte den Zusammenhang von Trophiegrad und Struktur von Zooplanktonbiozönosen, er fand nur wenige Belege für einen solchen Zusammenhang: die Gesamtbioasse und der Anteil cyclopider

Copepoden steigt mit zunehmender Trophie auf Kosten der calanoiden (vermutl. weil mehr große Futterpartikel verfügbar sind).

Im Zusammenhang mit dem Auftreten großer, für herbivore Filtrierer nahezu nicht verwertbarer Formen im zeitigen Frühjahr (**Uroglena**, **Dinobryon**), könnte der hohe Anteil von **Cyclops abyssorum** in der ersten Jahreshälfte stehen. Copepodit- und Adultstadien dieser omnivoren Art (WHITEHOUSE & LEWIS, 1973) könnten als „raptorial feeders“ in der Lage sein, große Phytoplanktonformen als Nahrung zu nutzen. Für die zweite in dieser Zeit bedeutsame Copepodenart, **Arctodiaptomus alpinus**, dürfte dies in geringerem Maß der Fall sein. Zwar berichtet FRYER (1954), daß die calanoid Copepodenart **Diaptomus gracilis** in der Lage ist, sich fast ausschließlich von der fädigen Diatomeenart **Melosira italica** (heute **Aulacoseira italica**) zu ernähren, dies wird auch von VANDERPLOEG et al. (1988) aus Fütterungsversuchen mit **Diaptomus ashlandi** und **D. sicilis** beschrieben, allerdings mit der Einschränkung, daß eine Ausdehnung der Phytoplankter in zwei Dimensionen ein wirksamer Fraßschutz ist. Eine solche Ernährungsweise muß als Extremwert betrachtet werden. MUCK & LAMPERT (1980 & 1984) beschreiben das Nahrungverhalten von **Daphnia longispina** und **Eudiaptomus gracilis** im Experiment mit drei verschiedenen Algen (3 µm, 13 µm und 45 µm): **Eudiaptomus** bevorzugt die mittlere Algengröße, wohingegen **Daphnia** über ein breiteres Nahrungsspektrum verfügt und die kleineren Algen mit gleicher Effizienz aufnimmt. Die großen Algen werden von beiden Arten kaum angenommen. Maximale Ingestionsraten werden von **Eudiaptomus** bei wesentlich niedrigeren Futterkonzentrationen (111 µg C l<sup>-1</sup> bei 7°C; 64–76 µg C l<sup>-1</sup> bei 19°C) als von **Daphnia** (190 µg C l<sup>-1</sup> bei 7°C; 260 µg C l<sup>-1</sup> bei 19°C) erreicht. Unterhalb der Futterkonzentration, bei der **Eudiaptomus** seine maximale Ingestionsrate erreicht, sind die gewichtsspezifischen Ingestionsraten beider Arten etwa gleich, oberhalb dieser Futterkonzentration ist **Daphnia** deutlich überlegen. Bei niedrigen Futterkonzentrationen von 25–35 µg C l<sup>-1</sup> reduziert **Daphnia** die Filtrierate und verliert an Gewicht. Die Gewichtsverluste von **Eudiaptomus** sind gering (bei Futterkonzentrationen von 25 µg C l<sup>-1</sup>) bis Null (bei 35 µg C l<sup>-1</sup>). Durch diese Eigenschaften erklären die Autoren, daß **Eudiaptomus** bei niedrigen Futterkonzentrationen, nicht aber bei hohen mit **Daphnia** koexistieren kann.

Als potentielle Nahrungspartikel wurden in Abbildung 73 und Tabelle 70 eukaryotische Phytoplankter mit maximalen Zellabmaßen (einer Dimension) bis zu 50 µm, HNF und Ciliaten gewählt, die Untergrenze wurde – wie bereits bei den Ciliaten und Rotatorien – einmal zu 2.5 µm (also ohne Bakterien und APP) und einmal bei etwa 0.2 µm (also mit Bakterien und APP) angesetzt.

Biomasse und Produktivität der herbivoren Crustaceen erreichten ihre Maxima in Phase III, lagen aber auch in Phase IV noch vergleichsweise hoch. Phase III (n=7) wurde in Tabelle 70 der restlichen Zeit (n=25) gegenübergestellt. Die Mittelwerte dieser beiden Teilzeiträume sind signifikant (Biomasse potentieller Futterpartikel <50 µm, p=0.0178) bis hochsignifikant (herbivore



**Abb. 73:** Biomasse der herbivoren Crustaceen und potentielle Steuerungsmechanismen: Regression der Crustaceen-Biomasse (logarithmiert) und der Durchschnittstemperatur 0-30 m (oben); Crustaceen-Biomasse und Biomasse potentieller Futterpartikel ( $\mu\text{g C l}^{-1}$ ); die Gruppe „Partikel 2.5-50  $\mu\text{m}$ “ umfaßt eukaryotisches Phytoplankton, HNF und Ciliaten, die Gruppe „Partikel < 50  $\mu\text{m}$ “ zusätzlich Bakterien und APP (Mitte); Produktivität ( $\mu\text{g C l}^{-1} \text{d}^{-1}$ ) der Crustaceen und ihrer potentiellen Futterorganismen (unten).



Crustaceen-Biomasse  $p=0.0006$  und -Produktivität,  $p=0.0002$ ; Biomasse Partikel 2.5–50  $\mu\text{m}$ ,  $p=0.0010$ ) voneinander verschieden. Nicht unterscheidbar sind die Mittelwerte der Produktivität der Futterpartikel.

Wird wiederum eine Wachstums-Effizienz von 30 % angenommen, dann sind die herbivoren Crustaceen während Phase III unter gewissen Bedingungen in der Lage, alleine den Bestand ihrer potentiellen Futterorganismen zu kontrollieren. In Phase III beträgt die tägliche Produktion der potentiellen Futterorganismen das 3.6fache (wenn Bakterien und APP nicht gefressen werden) bis 6.2fache (wenn Bakterien und APP gefressen werden) der Crustaceen-Produktionen.

Ein Extremwert wurde am 15. August (Temperaturmaximum) erreicht, als die Tagesproduktion der potentiellen Futterorganismen diejenige der Cladoceren gerade um den Faktor 2.4 (ohne Bakterien und APP) bzw. 4.6 (mit Bakterien und APP) übertraf (für die gesamten herbivoren Crustaceen 2.2 resp. 4.2). Das Ausmaß, in dem der Bestand der Futterorganismen hier von den herbivoren Crustaceen kontrolliert wird, hängt davon ab, bis zu welchem Grad Pikoplankton als Nahrung genutzt wird, und davon, welche Annahmen zur Wachstums-Effizienz gemacht werden. Es ist durchaus anzunehmen, daß Bakterien und APP einen Teil der Nahrung herbivorer Crustaceen bilden. Ohne diese beiden Nahrungsquellen liegt die Konzentration potentiell freißbaren Planktons bei  $48 \mu\text{g C l}^{-1}$  und damit im unteren Bereich der „threshold“-Konzentration für die meisten Crustaceen. Werte über  $50 \mu\text{g C l}^{-1}$  treten hier kurzzeitig im Mai und Juni und längerfristig von September bis November auf, also nicht in der Zeit, zu der die herbivoren Crustaceen ihre Maximalentwicklung haben. Auch unter Einschluß der Bakterien und des APP als potentielle Nahrungspartikel ist die Nahrungsversorgung der herbivoren Crustaceen mit durchschnittlich  $85 \mu\text{g C l}^{-1}$  nicht üppig. Verhältnismäßig hohe Konzentrationen treten auch hier im zeitigen Frühjahr und im Herbst auf.

Die jahresdurchschnittlichen Futterkonzentrationen des Bodensees (unter der Annahme, daß wie im Königssee 75 % des Phytoplanktons edibel ist) liegen in beiden Fällen (mit und ohne Bakterien und APP) jeweils um etwa  $10 \mu\text{g C l}^{-1}$  höher als die Saisonaldurchschnittswerte (April-Dezember) des Königssees (ohne Pikoplankton:  $60 \pm 4 \mu\text{g C l}^{-1}$ ,  $57\text{--}68 \mu\text{g C l}^{-1}$ ; mit Pikoplankton:  $96 \pm 6 \mu\text{g C l}^{-1}$ ,  $88\text{--}101 \mu\text{g C l}^{-1}$ ; Mittelwert der Jahresmittelwerte 1987–1991; STRAILE, pers. Mit.). Auf jeden Fall kommt den Cladoceren, nicht aber den Ciliaten und Rotatorien, im Sommer eine Schlüsselstellung zu.

Die Zusammensetzung der Crustaceen-Gesellschaft und die wesentlichen Charakteristika der Crustaceen-Sukzession im Königssee waren 1992 gegenüber 1978–1980 und 1947–1949 unverändert. In den Sommermonaten dominierten Cladoceren (*Bosmina longispina*, *Daphnia hyalina* und *Ceriodaphnia quadrangula*), während Copepoden (*Cyclops abyssorum* und *Arctodiaptomus alpinus*) in der kalten Jahreszeit vorherrschten. Aufgrund der hohen Biomassewerte (im Durch-

schnitt 60 % der Crustaceen) kann der Königssee weiterhin als „*Cyclops abyssorum*-See“ (SIEBECK, 1985) bezeichnet werden. Gegenüber älteren Untersuchungen deutet sich eine Verschiebung von calanoiden zu cyclopiden Copepoden an. Auffällig ist das Fehlen großer, räuberischer Formen. Während ihrer sommerlichen Maximalentfaltung lag der Nahrungsbedarf der Cladoceren in derselben Größenordnung wie die Produktion ihrer potentiellen Futterorganismen. Den Cladoceren als wichtigsten herbivoren Organismen, nicht den Ciliaten oder Rotatorien, kommt somit eine Schlüsselstellung in der planktischen Biozönose zu.

#### 4.2.2.4.9 Crustaceen: Fraßdruck durch Fische

Nach den 1980–1983 durchgeführten Untersuchungen (KLEIN, 1990) beherbergt der Königssee 15 Fischarten, der geschätzte Bestand liegt im Bereich von  $42 \text{ kg ha}^{-1}$  (zuzüglich ca. 10 % Litoralformen), von denen mindestens  $3 \text{ kg ha}^{-1}$  fischereilich genutzt werden. Dominierende Arten sind Seesaibling (*Salvelinus alpinus*), Renke (*Coregonus spec.*, Besatz aus verschiedenen Quellen) und Flußbarsch (*Perca fluviatilis*), die zusammen ca. 90 % des Fischbestandes bestreiten.

Der Fischbestand des Südbeckens ist während der meisten Zeit etwas geringer als der des Hauptbeckens. Seesaibling und Renke bewohnen als planktivore Formen hauptsächlich das Pelagial, Barsche sind reine Litoralbewohner. Seesaiblinge bevorzugen im Königssee den Tiefenbereich 15–50 m, während die Renken ihre Hauptaufenthaltstiefe in 10–15 m haben. Eine untere Verteilungsgrenze der Fischpopulation von 40–50 m wurde bereits von SCHINDLER (1950) ermittelt und stimmt sehr gut mit der von SIEBECK (1985) beschriebenen Tiefenverteilung des Zooplanktons überein.

Hauptlaichzeit der Seesaiblinge ist November (Herbstlaicher), außerdem kommen etwa 12.6 % Sommerlaicher und 1.3 % Frühjahrslaicher vor (KLEIN, 1990). Die Laichzeit der Renken beginnt im Dezember, noch im April finden sich frischgeschlüpfte Larven im Oberflächenbereich (KLEIN, 1990). Barsche laichen im Königssee im Mai/Juni (KLEIN, 1990).

Nach GERSTMAIER (1985 & 1990) liegt der volumenbezogene Anteil von Planktonorganismen (Crustaceen) in den Mägen der Königssee-Seesaiblinge durchschnittlich bei 68 % (72 % für Königssee und Obersee zusammen). Mit zunehmender Körperlänge der Fische nimmt der Planktonanteil am Nahrungsspektrum der Seesaiblinge ab. Während sich Seesaiblinge unter 14.5 cm noch zu 95 % von Plankton (53 % *Cyclops*, 47 % *Bosmina*) ernähren, fällt dieser Anteil auf unter 25 % für Tiere über 30.5 cm, gleichzeitig steigt der Nektonanteil deutlich an. Außerdem steigt mit zunehmender Körperlänge der Fische die Selektivität für *Daphnia hyalina*. Das Nahrungsspektrum der Seesaiblinge ändert sich auch in Abhängigkeit vom Reifegrad: kurz vor Eintritt der Laichreife steigt der Planktonanteil der Nahrung stark an. Auch bei mit Bodennetzen gefangenen See-

saiblingen lag der Planktonanteil (62 %) noch viermal höher als der Benthosanteil (14 %), letzterer lag in Stellnetzfangen bei 0.6 %.

**Cyclops abyssorum** hat einen durchschnittlichen Anteil von 35 % des Zooplankton-Nahrungsspektrums. Im Juli und Oktober rangiert aber **Bosmina** weit vor **Cyclops**, dessen Anteil nur im April höher liegt. SCHINDLER (1950) fand in Seesaiblingsmägen alle drei Cladocerenarten des Königssees in vergleichbaren Mengen. Diese sommerliche Bevorzugung von Cladoceren erklären NEGELE et al. (1990) dadurch, daß Seesaiblinge einzelne Nahrungspartikel fixieren und dann schnappen („*particulate feeding*“). SCHINDLER (1950) nimmt an, daß Seesaiblinge ihre bevorzugte Nahrung entweder am Geschmack erkennen oder/und sie aufgrund der leichteren Fängigkeit (Langsamkeit im Vergleich zu Copepoden) anreichern. Die Größe der Plankter scheidet für den Königssee als Auswahlkriterium aus (SCHINDLER, 1950), da besonders **Bosmina** kleiner ist als ausgewachsene Copepoden.

Der Mageninhalt der Renken besteht nach GERSTMAIER (1985 & 1990) zu 77 % aus Planktonorganismen. Dieser Anteil nimmt von knapp 95 % bei Renken unter 27.5 cm auf 53 % bei Fischen über 35.5 cm ab. Gleichzeitig ergibt sich mit zunehmender Gonadenentwicklung ein Anstieg des Planktonanteils, der ab Reifegrad 5 (Laichreife bei Reifegrad 6) knapp 100 % beträgt. Allerdings hat auch die Fangmethode einen großen Einfluß: Renken aus Bodennetzfangen haben mit 37 % einen deutlich höheren Anteil Benthosnahrung gefressen als Renken aus Schwebnetzfangen (3 %). Innerhalb der Nahrungskategorie Zooplankton ist **Cyclops abyssorum** mit 60 % vorherrschend, **Bosmina** stellt 28 % und **Daphnia** 6 % des Zooplanktons in Renkenmägen. **Arctodiaptomus** und **Ceriodaphnia** haben nur im Juli und Oktober geringe Anteile. Nach NEGELE et al. (1990) filtrieren Renken Plankton. GERSTMAIER (1985 & 1990) geht davon aus, daß Renken nach Größe ausgelesene Planktonorganismen einzeln aufnehmen.

Die Präferenz der Königssee-Renken für **Cyclops** erklärt GERSTMAIER (1985 & 1990) als durch die geringe Cladocerenabundanz bedingt. Weiterhin schreibt GERSTMAIER, der Seesaibling sei der Renke in der Konkurrenz um die häufigste und am konstantesten abundante Plankton-Art, **Cyclops abyssorum**, unterlegen und so gezwungen, auf **Bosmina** und in größere Wassertiefe auszuweichen. Hiergegen wendet KLEIN (1990) ein, daß die sommerliche Präferenz der Saiblinge für Cladoceren nach SCHINDLER (1950) bereits vor der Anwesenheit eines Renkenbestandes auftrat.

NEGELE et al. (1990) fanden nur bei 1 % der untersuchten Barsche des Königssees nennenswerte Planktonmengen im Magen. Nach GERSTMAIER (1985 & 1990) ist der Planktonanteil im Nahrungsspektrum der Barsche starken Schwankungen unterworfen (0–27 %) und liegt im Königssee im Mittel bei 11 %. Im Juli und Oktober werden höhere Anteile als im April erreicht. Barsche unter 13.5 cm Körperlänge fressen knapp 50 % Plankton, dies besonders im Juli und Oktober.

Der große Anteil planktivorer Fische im Königssee bewirkt einen starken Fraßdruck auf die Crustaceenpopu-

lationen. Während **Cyclops abyssorum** in erster Linie von Renken gefressen wird, sind die Seesaiblinge (besonders in der warmen Jahreszeit) auf **Bosmina longispina** spezialisiert. Aber auch die anderen Zooplanktongruppen können direkt von der Fischpopulation beeinflusst werden: LAIR et al. (1994) zeigen, daß Fischlarven nicht nur gezielt Rotatorien (z.B. **Polyarthra**, **Keratella** und **Synchaeta**), sondern auch Ciliaten (**Paramecium**) fressen. Das absolute Ausmaß und jahreszeitliche Veränderung des Fraßdrucks kann aufgrund der vorhandenen Daten nicht quantifiziert werden.

### 4.3 Biomasse-Größenspektren

Nach Vorarbeiten von SHELDON & PARSONS (1967) beschrieben zuerst SHELDON et al. (1972), daß sich bei einer Einteilung der Partikel des marinen Pelagials in logarithmisch skalierte Größenklassen eine weitgehend gleichmäßige Besetzung dieser Größenklassen über das gesamte Spektrum ergibt. SHELDON und Mitarbeiter untersuchten Partikel von 1 bis 100 µm Durchmesser, die Zählungen wurden automatisch mit einem Coulter-Counter durchgeführt und die Ergebnisse in ESD („*equivalent spherical diameter*“) angegeben. Die Partikelkonzentration in allen Größenklassen ist ungefähr gleich (bis leicht mit der Partikelgröße abnehmend). Eine Ausgleichsgerade über das Spektrum hat die Steigung 0. Die Autoren stellen anhand von Literaturdaten die Hypothese auf, daß dieser Trend von Bakterien bis zu Walen besteht.

SHELDON et al. (1977) erweiterten den (längenbezogenen) Meßbereich solcher Untersuchungen auf 0.5 µm bis 2 cm. Sie beschrieben eine einfache Methode, um nicht nur den „*standing stock*“ einer Größenklasse aus dem einer anderen abzuschätzen, sondern auch, bei bekannter Wachstumsrate, die Produktion eines nicht gemessenen Kompartiments. Sie testeten diese Methode, indem sie für zwei marine Regionen (Golf von Maine und Nordsee) die Phytoplanktonproduktion aus der Fischproduktion und für die peruanischen Fischfanggebiete die Fischproduktion aus der Phytoplanktonproduktion berechneten. Sie kamen im Rahmen der erzielbaren Genauigkeit zu realistischen Ergebnissen. Voraussetzung hierfür war, daß die Primärproduktion größtenteils von einzelligen Organismen geleistet wird, daß deren Konsumenten zwar klein, aber deutlich größer als ihre Beute sind, und daß diese Räuber-Beute-Größenverhältnisse auch für höhere trophische Ebenen gelten (SHELDON et al., 1973).

Da die meisten Konsumenten im pelagischen Ökosystem deutlich größer als ihre Beute sind, Körpergröße also ein ungefähres Maß der trophischen Position ist, kann Produktion als Biomassefluß von kleinen zu großen Organismen verstanden werden (BORGMANN, 1987). Der mit dem Stofffluß verbundene Energiefluß entlang des Größenspektrums geht mit abnehmenden Umsatzraten einher, so daß auf höheren trophischen Ebenen trotz geringerem Energieinput eine gleich große oder sogar größere („*standing stock*“-) Biomasse aufrechterhalten werden kann wie auf niedrigeren (SPRUELLS et al., 1983; STEIN et al., 1988).



Die ersten Ökosystemanalysen mit Hilfe von Biomasse-Größenspektren wurden für als Nahrungskette mit diskreten Räuber-Beute-Beziehungen verstandene Systeme entwickelt (SHELDON et al.; 1972; 1973; 1977; KERR, 1974). Auf der Basis bekannter Größenabhängigkeiten von Metabolismus und Wachstumsparametern (z.B. DICKIE, 1972; FENCHEL, 1974; BANSE, 1976) entwickelten PLATT & DENMANN (1977 & 1978) ein Modell mit kontinuierlichem Biomassefluß, unabhängig von der trophischen Stellung einzelner Organismen („*steady-state-model*“). Die Autoren nahmen an, daß die Flußraten (Energie und Biomasse) in der Nahrungskette weniger von der Taxonomie als von der Größe der Organismen abhängen. Die Biomasse pro Größenklasse sollte nach PLATT & DENMANN (1977 & 1978) mit einer Steigung von -0.22 (logarithmische Skalierung) abnehmen. PLATT & DENMANN (1977) führten hierbei zuerst normalisierte Biomassespektren ein. SILVERT & PLATT (1978) entwickelten ein verfeinertes Modell mit kontinuierlichem Biomassefluß, das nicht auf die Fließgleichgewichts-Situation beschränkt ist (dynamisches Modell). Zudem behandelten sie auch die Möglichkeit eines Biomasseflusses von großen zu kleinen Größenklassen, also entgegen der Hauptrichtung des Energieflusses, z.B. bei der Reproduktion. Die Probleme der Reproduktion, der Prädation und des Wachstums werden in der allgemeinen Formulierung des dynamischen Energiefluß-Modells von SILVERT & PLATT (1980) berücksichtigt.

BORGMANN (1982) entwickelte ein Modell für Nahrungsnetze, mit dem z.B. die potentielle Fischproduktion aus der Mikrozooplanktonproduktion geschätzt werden kann. Dieses Modell wurde von BORGMANN (1983) erweitert, so daß auch somatisches Wachstum und Reproduktion berücksichtigt werden. BORGMANN & WHITTLE (1983) schätzten die Fischproduktion im Lake Ontario aus der Zooplanktonproduktion. Diese Berechnung wurde von BORGMANN et al. (1984) ausführlich dargestellt und die ursprünglichen Abschätzungen verbessert. BORGMANN (1987) verglich die hier vorgestellten Methoden und stellte fest, daß alle Modelle bei gleichen Grundannahmen vergleichbare Ergebnisse liefern. MINNS et al. (1987) kommen mit Borgmanns Modell zu dem Ergebnis, daß die Gesamtbio-masse des Ökosystems und die Steigung des Biomasse-Größenspektrums vom Nährstoffgehalt abhängen, während die Gleichmäßigkeit der Besetzung der Größenklassen von trophischen Interaktionen und Eingriffen oder Störungen bestimmt werden.

Mit Ausnahme von SHELDON et al. (1972 & 1977) liegen die Schwerpunkte der bisher dargestellten Arbeiten bei der theoretischen Analyse der Ökosystemstruktur. Daneben bestehen eine Reihe empirischer Untersuchungen von Biomasse-Größenspektren verschiedener aquatischer Biotope.

RODRIGUEZ & MULLIN (1986 a) untersuchten zu verschiedenen Jahreszeiten die euphotische Zone eines oligotrophen Ozeans. Ihr Meßbereich reicht von  $10^{-4}$  bis  $10^3 \mu\text{g C Ind.}^{-1}$ . Das Biomasse-Größenspektrum wies keine Lücken auf. Die Steigung des Biomasse-Größenspektrums (vom Sheldon-Typ) war mit -0.16

nahezu identisch mit dem von PLATT & DENMANN (1978) aufgrund theoretischer Überlegungen geforderten Wert (von -0.22). Der Unterschied zu der von SHELDON et al. (1972) beschriebenen Steigung des Biomasse-Größenspektrums von 0 ist ebenfalls gering. RODRIGUEZ & MULLIN (1986 a) erklären diesen Unterschied zum einen dadurch, daß in ihre Untersuchung nur lebende Organismen einbezogen wurden (dies ist bei den automatisierten Coulter-Counter Auswertungen von Sheldon nicht gesichert) und zum anderen dadurch, daß die von ihnen verwendete direkte Kohlenstoffmessung Fehler vermeidet, die bei der Umrechnung von Volumina in Kohlenstoff-Einheiten auftreten können. Außerdem fanden RODRIGUEZ & MULLIN (1986 a) in tieferen Wasserschichten positivere Steigungswerte, was einen zunehmenden Anteil großer Organismen anzeigt. Im Winter waren die Steigungen negativer als im Sommer. Gleichzeitig ergab sich im Winter ein Tag-Nacht-Unterschied, der allein den Achsenabschnitt (höhere Biomasse bei Nacht) betraf, wohingegen im Sommer nachts auch die Steigung deutlich flacher war als tagsüber. RODRIGUEZ & MULLIN (1986 b) erklären dies dadurch, daß im Winter das gesamte Zooplankton, im Sommer aber besonders größere Organismen tagesperiodische Vertikalwanderungen durchführen. RODRIGUEZ & MULLIN (1986 b) bearbeiteten filter- und siebfraktionierte Organismen von 183 bis 8000  $\mu\text{m}$ . RODRIGUEZ et al. (1987) untersuchten mit Hilfe von Biomasse-Größenspektren an der Mittelmeerküste die Änderungen der Biozönose im Verlauf einer Diatomeenblüte. Ihr Meßbereich umfaßte den Bereich von  $128 \mu\text{m}^3$  bis  $30 \times 10^6 \mu\text{m}^3$  (bei einem  $C_{\text{ind.}}$  von  $110 \text{ fg C } \mu\text{m}^{-3}$  entspricht dies  $1 \times 10^{-5} \mu\text{g C Ind.}^{-1}$  bis  $3 \mu\text{g C Ind.}^{-1}$ ). Die Steigung des Biomasse-Größenspektrums (vom Sheldon-Typ) war vor der Blüte leicht negativ, während der Blüte wurde diese Tendenz verstärkt und die Position der Geraden insgesamt zu höherer Biomasse verlagert, nach der Blüte wurde die Ausgangssituation wieder hergestellt. Eine Biomasseverlagerung von kleinen zu großen Organismen war in diesem Fall nicht zu beobachten. Im Anschluß kam es zu einer zweiten Algenblüte, in deren Verlauf die Steigung des Biomasse-Größenspektrums bei erhöhtem Achsenabschnitt zunächst unverändert blieb und dann deutlich positiver wurde, bevor sie in ihre Ausgangslage zurückkehrte. Dies spricht dafür, daß hier die Biomasse aller Größenklassen zunächst anstieg und dann zu größeren Organismen verlagert wurde. RODRIGUEZ et al. (1987) schließen daraus, daß die erste Blüte über die Detritus-Kette und nicht durch „*grazing*“ abgebaut wurde. Sie entwickeln einen Ansatz, den „*microbial loop*“ (AZAM et al., 1983), als weitere Möglichkeit eines von großen zu kleinen Größenklassen verlaufenden Biomasseflusses, in die Größenklassen-Analyse einzubeziehen.

WITEK & KRAJEWSK-SOLTYS (1989) untersuchten marine Biomasse-Größenspektren. Ihr Meßbereich reichte von etwa  $1 \mu\text{m}^3$  bis  $1 \text{ cm}^3$  (ca.  $10^{-7} \mu\text{g C Ind.}^{-1}$  bis  $10^5 \mu\text{g C Ind.}^{-1}$ ). Die Besetzung der Größenklassen war nicht ganz gleichmäßig. Das Biomasse-Größenspektrum des zentralen Nordatlantik war am regelmäßigsten und das antarktische Spektrum wies die größten Lücken

(Größenbereiche geringerer Biomassekonzentration) auf. Die Steigungen der Biomasse-Größenspektren (vom Sheldon-Typ) lagen bei Null, nur nördlich der Antarktis betrug die Steigung -0.18. Damit stehen diese Ergebnisse der von SHELDON et al. (1972 & 1977) gemessenen Steigung von 0 näher als den Ergebnissen von RODRIGUEZ & MULLIN (1986 a) und den theoretischen Erwägungen von PLATT & DENMANN (1977 & 1978).

SPRULES et al. (1983) untersuchten 37 flache ( $z_{\text{mean}} = 1-20$  m), kleine ( $A_0 = 3-11$  km<sup>2</sup>) kanadische Seen der gemäßigten Zone. Ihr Meßbereich umfaßte Organismen von 1,4 bis 2500 µm ESD (ca.  $2 \times 10^{-7}$  µg C bis  $1 \times 10^3$  µg C Ind.<sup>-1</sup>). Sie fanden ein ausgeprägt bimodales Biomasse-Größenspektrum mit Schwerpunkten bei 10 µm ESD (Phytoplankton) und 500 µm ESD (Crustaceen). Die Lücke im Bereich 50-250 µm ESD liegt allerdings im Bereich der von den Autoren nicht untersuchten, aber als gering geschätzten, Gruppen: Ciliaten und Rotatorien. Mit dem Datensatz der 37 kanadischen Seen überprüften SPRULES & KNOEHEL (1984) einige der von HILLBRICHT-ILLKOWSKA (1977) aufgestellten Hypothesen. Es zeigte sich, daß die hohe Varianz ihrer Daten nur wenig Aussagen zuließ. Einzig die Tatsache, daß mit steigendem Anteil carnivorer Crustaceen die Gesamtbio­masse des Zooplanktons abnimmt, kann als gesichert gelten.

SPRULES & MUNAWAR (1986) verglichen die Biomassespektren von 25 Seen in Ontario, Lake Superior, L. Huron, L. Ontario, L. Erie, L. St. Clair und dem Nord Pazifik. Sie kamen zu dem Ergebnis, daß geringe Standardabweichung der Steigung der normalisierten Spektren als Kennzeichen eines stabilen Systems im Gleichgewicht anzusehen ist (z.B. Nord Pazifik oder der oligotrophe Lake Superior). Allerdings wurden Größenklassen ohne nachgewiesene Biomasse (s.o.) nicht in die Berechnung einbezogen. Außerdem fanden die Autoren einen Trend zu negativeren Steigungen mit abnehmendem Trophiegrad. Die Biomasse kleiner Algen war in allen verglichenen Systemen annähernd gleich. Die Unterschiede der Steigung der Biomasse-Größenspektren ergaben sich in erster Linie durch die unterschiedliche Biomasse des Zooplanktons. Im eutrophen System werden die mit hohen Raten eintretenden Nährstoffe rasch von schnellwüchsigen Nanoplankton umgesetzt und bewirken eine hohe Abundanz herbivorer Zooplankter (L. Ontario, L. Erie). Im oligotrophen System werden, so die Autoren, die in geringeren Raten eintretenden Nährstoffe vom autotrophen Nanoplankton auch langsamer umgesetzt und erhalten so eine geringere Grazer Population aufrecht (Pazifik, L. Superior).

Mit POC Untersuchungen aus fraktionierten Proben kamen PROFT & RONNEBERGER (1987) an Seen des Stechliner und Feldberger Seengebietes zu dem Ergebnis, daß die Biomasse pro Größenklasse in eutrophen Gewässern entlang des Größengradienten stärker variiert als in oligotrophen Gewässern. Gleichzeitig hat das Biomasse-Größenspektrum des oligotrophen Stechlinsee eine deutlich geringere Steigung als die Spektren von drei eutrophen Seen (Dagowsee, Haussee, Nehmitzsee). Der Anteil großer Organismen steigt also mit dem Trophiegrad. Die Änderungen der Steigung im Jah-

resverlauf waren gering, Maximalwerte wurden während der Vegetationsperiode erreicht. Der durch Extrapolation der Biomasse-Größenspektren geschätzte Fischbestand lag in der gleichen Größenordnung, wie er sich auch nach BARTHELMESS (1981) ergibt.

SPRULES et al. (1988) geben Biomasse-Größenspektren für den North Channel und die Georgian Bay des oligotrophen Lake Huron. Die Spektren dieser Stationen ähneln stark denen anderer großer oligotropher Systeme (zentraler L. Huron und L. Superior), beide deuten einen Energiefluß mit geringer Weitergabe-Effizienz an.

SPRULES et al. (1991) untersuchten die Frühjahrs- und die Sommersituation im Lake Michigan. Ihre Untersuchung bezog zwar Fische ein, wie auch bei anderen SPRULES-Arbeiten, wurden Bakterien, APP, Protozoen und (z.T.) Rotatorien nicht berücksichtigt bzw. unterschätzt. Nach der von BORGMANN (1982, 1987) beschriebenen Methode berechneten die Autoren die „standing-stock“-Biomasse und die Produktion einiger Gruppen (Phytoplankton und Crustaceen sowie von plankti- und piscivore Fische). Die Ergebnisse wiesen eine gute Übereinstimmung mit den gemessenen Werten auf.

ECHEVARRIA et al. (1990) und RODRIGUEZ et al. (1990) untersuchten das zeitintegrierte Biomasse-Größenspektrum eines kleinen, oligotrophen Hochgebirgssees (La Caldera). Ihr Meßbereich umfaßte Organismen 0.5 bzw. 0.2 µm<sup>3</sup> bis  $4 \times 10^9$  µm<sup>3</sup> (etwa  $6 \times 10^{-8}$  µg C Ind.<sup>-1</sup> bis  $1 \times 10^2$  µg C Ind.<sup>-1</sup> bei ECHEVARRIA et al., 1990;  $5 \times 10^{-10}$  µg C Ind.<sup>-1</sup> bis  $1 \times 10^2$  µg C Ind.<sup>-1</sup> bei RODRIGUEZ et al., 1990). Das Biomassespektrum dieses flachen (4-5 m) Gewässers weist eine ausgesprochene Lücke im Bereich von 500-32000 µm<sup>3</sup> auf. Die Steigung des Biomasse-Größenspektrums der gesamten Gesellschaft (hier angegeben als Spektrum vom Sheldon-Typ) liegt bei 0. Die Steigungen für drei deutlich abgegrenzte Untergruppen sind jedoch deutlich positiver: sie betragen 0.44 für das Picoplankton, 0.36 für das Nanoplankton und 1.16 für das Mikro- und Mesoplankton. Innerhalb dieser Untergruppen nimmt die Biomassekonzentration mit der Körpergröße zu. Die Autoren folgern aus diesen Ergebnissen, daß Biomasse-Größenspektren nicht allein auf dem Hintergrund der Größenabhängigkeit physiologischer Vorgänge betrachtet werden können, sondern daß zusätzlich, als zweiter allometrischer Parameter, eine ökologische Abhängigkeit besteht. Sie beziehen sich auf CALDER (1985), der bei herbivoren Säugetieren eine Zunahme der Biomassekonzentration mit der Körpergröße (Steigung 0.25) beschrieb. CALDER (1985) führte die neutrale ( $a=0$ ) oder negative Steigung limnischer oder mariner Biomasse-Größenspektren auf Verluste und geringe Transfereffizienzen zurück, welche die zugrundeliegende positive Allometrie der Biomasse einzelner Arten oder trophischer Ebenen maskieren (vgl. auch DICKIE et al., 1987). ECHEVARRIA et al. (1990) deuten die Möglichkeit an, daß die pelagische Biozönose des sehr flachen La Caldera in starker Wechselwirkung mit dem Benthos steht. Eine solche Kopplung von Pelagial und Benthos beschreiben auch WARWICK et al. (1986) und SCHWINGHAMER (1985), während sie von WARWICK & JOINT (1987) in Frage gestellt wird.



GASOL et al. (1991) untersuchten einen kleinen ( $A_0=487 \text{ m}^2$ ), flachen ( $z_{\text{max}}=8 \text{ m}$ ,  $z_{\text{mean}}=1 \text{ m}$ ), schwefelhaltigen See (Lake Ciso), dessen Biozönose sich im Winter, aufgrund der extremen Sauerstoffverarmung, ausschließlich aus Mikroorganismen zusammensetzt, während sich die Zusammensetzung der Gesellschaft im Sommer der anderer Seen angleicht. Ihr Meßbereich umfaßt 0.3 bis 360  $\mu\text{m}$  ESD (etwa  $2 \times 10^{-9} \mu\text{g C Ind.}^{-1}$  bis  $3 \mu\text{g C Ind.}^{-1}$ ). Das Biomasse-Größenspektrum zeigte Biomasseakkumulationen im Bereich der häufigsten Organismen des Sees. Die Steigung des Biomasse-Größenspektrums (auf Sheldon-Typ umgerechnet) bewegte sich im Verlauf von drei Jahren zwischen 0.13 und -0.41 um einen Mittelwert von -0.1.

AHRENS & PETERS (1991) untersuchten 15 kanadische Seen ( $z_{\text{mean}}=1-70 \text{ m}$ ;  $A_0=0.2-40 \text{ km}^2$ ). Jeder See wurde, mit einer Ausnahme (1-8 Spektren an 4 Probenahmestellen), 1-5 mal beprobt. Ihr Meßbereich umfaßte 0.2  $\mu\text{g}$  bis 1600  $\mu\text{m}$  ESD (etwa  $5 \times 10^{-10} \mu\text{g C Ind.}^{-1}$  bis  $2 \times 10^2 \mu\text{g C Ind.}^{-1}$ ). Die Ergebnisse sprechen für eine unimodale Verteilung des Planktons mit einem Maximum zwischen 19-75  $\mu\text{m}$  ESD (Median 48  $\mu\text{m}$  ESD). Die Autoren faßten die zwölf Probenahmestellen mit dem niedrigsten Gesamt-Phosphorgehalt als oligotrophe Seen zusammen (3-12  $\mu\text{g P l}^{-1}$ , Median 6.6  $\mu\text{g P l}^{-1}$  gegenüber 3-130  $\mu\text{g P l}^{-1}$  Median 17.4  $\mu\text{g P l}^{-1}$  der Gesamtuntersuchung). Der Median der Gesamtbio-masse dieser oligotrophen Seen war niedriger als der Median der Gesamtuntersuchung (6.2  $\text{mg l}^{-1}$  vs. 14.1  $\text{mg l}^{-1}$ ), und die Gesellschaft setzte sich aus kleineren Organismen zusammen (Median 30  $\mu\text{m}$  ESD gegen 45  $\mu\text{m}$  ESD der Gesamtuntersuchung). Bereits PETERS (1983 a) hatte eine mit steigendem Gesamtphosphorgehalt zunehmend positivere Steigung der Biomasse-Größenspektren gemessen. Der Median der Steigung aller von AHRENS & PETERS (1991) berechneten Spektren (hier als Spektren vom Sheldon-Typ angegeben) betrug 0.10 (Wertebereich -0.01 bis 0.25; 95% 0.09 bis 0.13). Dies entspricht einer Zunahme der Biomassekonzentration um 7 % pro Größenklasse. Die Autoren fanden Indizien dafür, daß die Gesamtbio-masse mit fortschreitender Jahreszeit steigt, während die Steigung der Biomasse-Größenspektren positiver wird.

Zeitintegrierte Biomassespektren des mesotrophen Bodensees werden von GAEDKE (1992 a & b, 1993) für die Vegetationsperiode und für zehn Entwicklungsphasen (nach GELLER et al., 1991) beschrieben. Die Spektren umfassen einen Meßbereich von  $6 \times 10^{-9} \mu\text{g C Ind.}^{-1}$  bis  $2 \times 10^2 \mu\text{g C Ind.}^{-1}$ . Die Besetzung der Größenklassen ist recht gleichmäßig, die Biomassekonzentration der einzelnen Größenklassen unterscheidet sich um 1-1.5 Größenordnungen. Lücken im Spektrum, Größenklassen ohne nachweisbare Biomasse, traten nicht auf. Größenklassen-Bereiche mit, im Vergleich zum Mittelwert geringerer Besetzung waren weitgehend auf methodische Probleme zurückzuführen. Die Steigung der normalisierten Biomassespektren lag im Jahresdurchschnitt bei -1. Die Steigungen waren im Winter und Frühjahr signifikant steiler („negativer“) als -1 und stiegen im Laufe des Jahres deutlich an.

#### 4.3.1 Kontinuität der Biomasse-Größenspektren im Königssee

Wie in einigen marinen Ökosystemen (SHELDON et al., 1972 & 1977; RODRIGUEZ & MULLIN, 1986 a; WITEK & KRAJEWSKA-SOLTYS, 1989) und auch in anderen großen, offenen Wasserkörpern (PETERS, 1983 a; GAEDKE, 1992 a & b; 1993) bildete das Plankton des Königssees in Bezug auf die Größenzusammensetzung über einen weiten Bereich ein Kontinuum. Eine modale Verteilung der Biomasse, wie sie für einen kleinen, flachen, oligotrophen Bergsee mit starken benthisch-pelagischen Wechselwirkungen (RODRIGUEZ et al., 1990; ECHEVARRIA et al. 1990) und einen kleinen, flachen, schwefelhaltigen See (GASOL et al., 1991) beschrieben wurde, war im Königssee nicht zu finden und ist eventuell kennzeichnend für Extrembiotop. Modale Biomasseverteilungen in einigen großen und kleinen Seen (SPRULES et al. 1983, 1986, 1988 & 1991) sind auf unzureichende Beprobung in den Bereichen der Biomasseminima zurückzuführen.

Die Kontinuität der Biomasse-Größenspektren kann anhand der Unterschiede der Biomassekonzentrationen der einzelnen Größenklassen ausgedrückt werden. Die durchschnittlichen Biomassekonzentrationen verschiedener Größenklassen (Mittelwerte der Vegetationsperiode) unterschieden sich im Königssee maximal um 2.5 Größenordnungen ( $\log_{10}$ -Einheiten). Ein Teil dieser Variabilität kann durch methodische Probleme und interannuelle Schwankungen einzelner Populationen erklärt werden. Für die Bereiche, deren Biomassekonzentrationen deutlich unter (a-c) oder deutlich über (d-e) dem Durchschnittswert liegen, gilt:

a) Die Größenklassen 0 und 1 sind unterdurchschnittlich vertreten. Hier handelt es sich um eine methodisch bedingte Unterschätzung kleiner, nicht-koloniebildender Algen (etwa 2-4  $\mu\text{m}$ , Größenklassen -1 bis +2), wie sie bereits von GAEDKE (1992 a) beschrieben wurde. Durch die angewandte Modifikation der Utermöhl-Methode mit doppelter Sedimentation wird dieser Fehler verstärkt.

Gleichzeitig werden durch das im Vergleich zu den Arbeiten am Bodensee große Probenvolumen (250 ml vs. 50 ml) die großen autotrophen Organismen (z.B. **Gymnodinium willei** oder **Ceratium hirundinella**, Größenklassen 10-12 bzw. 11-13) genauer bestimmt. Die durchschnittliche Gesamtbio-masse des Phytoplanktons der obersten 20 m des Königssees lag 1992 geringfügig höher als im Bodensee 1987 (GELLER et al., 1991 und GAEDKE, 1992 a). Einzelne Größenklassen im Bodensee erreichen höhere Werte (über  $10^4 \text{ pg C ml}^{-1}$  in den Größenklassen 6 bis 8) als im Königssee (GAEDKE, 1992 a), aber ab Größenklasse 10 liegt die Biomasse im Bodensee unter  $10^{3.5} \text{ pg C ml}^{-1}$ , während dies im Königssee erst ab 12 der Fall ist.

b) Die Größenklassen 15 bis 17 liegen innerhalb eines gut untersuchten Größenbereichs und bilden eine echte Lücke im Spektrum. Rotatorien besetzen im Königssee 1992 die Größenklassen 12 bis 16 und damit einen sehr viel engeren Größenbereich als im

Bodensee (GAEDKE, 1992 a), wo Rotatorien in den Größenklassen 11 bis 21 auftreten. Dies spiegelt zum einen die Abwesenheit (LAXHUBER, 1987) oder äußerst geringe Abundanz großer räuberischer Rotatorien wie **Asplanchna** wieder. Zum anderen finden sich in den Größenklassen 16 bis 21 im Bodensee koloniebildende Rotatorien, wie z.B. **Conochilus unicornis**, dessen Kolonien typischerweise 5–12 Individuen umfassen (RUTTNER-KOLISKO, 1974) und als Kolonien die Größenklassen 15 bis 20 besetzen; **Conochilus** war 1992 im Königssee nur spärlich und nur in Einzelorganismen vertreten. 1983 war diese Art mit bis knapp über 5 Ind. l<sup>-1</sup> in den oberen 20 m abundant, die durchschnittliche Abundanz lag bei ca. 0.8 Ind. l<sup>-1</sup> (LAXHUBER, 1987). Dies entspräche im Durchschnitt ca. 10 pg C ml<sup>-1</sup> in Größenklasse 16 (maximal ca. 70 pg C ml<sup>-1</sup>).

Ähnliches gilt für die Ciliaten des Königssees. Diese verteilen sich auf die Größenklassen 5 bis 14, wohingegen im Bodensee die Ciliatenpopulation den Größenklassenbereich bis Größenklasse 18 abdeckt (GAEDKE, 1992 a). Die für den Bodensee typischen großen Arten der Gattungen **Stentor**, **Dileptus** oder **Paradileptus** (MÜLLER et al., 1991 a & b) wurden im Königssee, trotz des fünffach höheren Probenvolumens, nicht gefunden. Einige mixotrophe Ciliaten, wie z.B. **Stentor** und **Condyllostoma**, lassen sich darüber hinaus auch bei der Filtration von Proben für die Nährstoffanalytik (0.2 µm Filter) anhand von Flecken auf dem Filter nachweisen. Auch diese Methode brachte keinen Hinweis auf eine eventuelle Abundanz großer Ciliatenarten im Königssee 1992. Größenvermessungen von Nauplius-Larven der Copepoden wurden nur für die Gesamtnauplienpopulation durchgeführt und aus diesen Längenwerten die Biomasse nach einer Formel für **Cyclops scutifer**-Nauplien berechnet (besetzt wurden die Größenklassen 15 bis 20, besonders 17 bis 19). Dies bedeutet eine Überschätzung der Biomasse der im Vergleich zu **Cyclops**-Nauplien schlankeren Nauplien von **Arctodiaptomus**; da deren Abundanz um eine Größenordnung unter der der **Cyclops**-Nauplien lag, ist der Fehler gering.

Auch GAEDKE (1992 a) deutet die Möglichkeit einer Inkonsistenz des Spektrums im Bereich des Übergangs von den Ciliaten und Rotatorien zu den Crustaceen an.

- c) Die Größenklassen 24 und größer, hier tritt die Abwesenheit großer räuberischer Crustaceen zu Tage. Im Bodensee besetzten **Bythotrephes** und **Leptodora** die Größenklassen 24 bis 27 und bildeten den Übergang zu den Fischlarven (Barsch- und Cyprinidenlarven ab Größenklasse 26 bzw. 27; GAEDKE, 1992 a). Allerdings ist eine geringe Besetzung im Grenzbereich zu den nächstgrößeren, im Königssee nicht beprobten Organismengruppen (z.B. Fischlarven) nicht überzubewerten.
- d) Die Größenklasse -6. Eine genauere Untersuchung der Bakterien des Königssees, deren Biomasse hier mit einer am Bodensee entwickelten Größenverteilung berechnet wurde, wird vermutlich eine Verlage-

rung des Schwerpunktes der Größenverteilung zu kleineren Zellgrößen und damit, bei gleichbleibender Abundanz, eine Reduzierung der Gesamtbiomasse des Bakterienplanktons bringen.

- e) Die Größenklasse 20 bis 22. Während die Größenspektren der Copepoden aufgrund umfangreicher Einzelvermessungen angefertigt wurden, waren zur Zählung der Cladoceren relativ grobe Längensklassen verwendet worden, eine höhere Auflösung dürfte hier eine Glättung des Spektrums bewirken.

Eine Eliminierung der Größenklassenbereiche mit unterdurchschnittlicher Biomasse (a-c) reduziert das Verhältnis von maximaler und minimaler Biomassekonzentration pro einzelner Größenklasse von 2.5 (n=32) auf 1.5 (n=26) Größenordnungen (von Faktor 10<sup>2.5</sup>=316 auf Faktor 10<sup>1.5</sup>=32). Werden auch noch die Größenklassen mit überdurchschnittlicher Biomasse (d-e) aus der Berechnung herausgenommen, so verringert sich die Variabilität auf 1.0 (n=22) Größenordnungen (Faktor 10). Die Vermutung, daß ein großer Teil der beobachteten Variabilität auf methodische Unzulänglichkeiten zurückzuführen ist, zu bestätigen, würde es weiterer Untersuchungen und interannueller Vergleiche bedürfen.

Wird der von KLEIN (1990) als grober Schätzwert gegebene Fischbestand des Königssees von 42 kg ha<sup>-1</sup> mit denselben Annahmen wie am Bodensee (C<sub>ind.</sub>=13 % FG; GAEDKE, 1992 a) in Kohlenstoffeinheiten umgerechnet und angenommen, daß Fische die Größenklassen 25 bis 51 (entsprechend Frischgewichten von 0.2 mg bis 24 kg) gleichmäßig besetzen, dann liegt die durchschnittliche Biomasse der Fische bei 10<sup>3.0</sup> pg C ml<sup>-1</sup> für die obersten 20 m und 10<sup>2.3</sup> pg C ml<sup>-1</sup> für die gesamte Wassersäule. Berücksichtigt man weiter, daß die Bestandsschätzung von KLEIN (1990) sich nicht auf Fischlarven, sondern erst auf Fische von einem Gewicht von etwa 5 g aufwärts bezieht, dann besetzen die Fische die Größenklassen 40 bis 51 mit einer mittleren Konzentration von 10<sup>3.4</sup> pg C ml<sup>-1</sup> (0–20 m) bzw. 10<sup>2.7</sup> pg C ml<sup>-1</sup> (0–100 m). Diese groben Schätzwerte liegen in derselben Größenordnung wie die gemessenen Planktonwerte und deuten an, daß die Kontinuität des Biomassepektrums sich über einen weiten Bereich (GK -7 bis +51, also von 6 x 10<sup>-9</sup> µg C Ind.<sup>-1</sup> bis 3 x 10<sup>9</sup> µg C Ind.<sup>-1</sup>) erstreckt.

Vergleiche mit Literaturdaten sind hier schwierig, da die Angaben zur Kontinuität von Biomasse-Größenspektren stark von der gewählten Klassenbreite, den Biomasseeinheiten (ESD, Volumen, Kohlenstoff) und, soweit in der Literatur überhaupt zeitintegrierte Mittelwerte beschrieben sind, vom Untersuchungszeitraum und der zeitlichen und räumlichen Auflösung beeinflusst werden. Je größer die Klassen der Individualgewichte sind, desto stärker wird das Spektrum geglättet. So unterscheiden sich maximale und minimale Biomassekonzentration pro Größenklasse im Bodensee um 1.1 oder 1.6 log<sub>10</sub>-Einheiten (pg C ml<sup>-1</sup>) je nachdem, ob die Organismen in log<sub>10</sub>- oder log<sub>2</sub>-Klassen (pg C Ind.<sup>-1</sup>) erfaßt werden (vgl. Abb. 1 in GAEDKE, 1992 a).

Ausgesprochen unregelmäßige Biomasse-Größenspektren (modale Biomasseverteilung) werden von SPRULES et al. (1983, 1988, 1991) und SPRULES & MUNA-



WAR (1986) beschrieben. Die Aussagekraft dieser Untersuchungen leidet aber an der unzulänglichen Beprobung einer Reihe von Größenbereichen. Ähnlich modale Spektren wurden für Extrembiotope beschrieben (RODRIGUEZ et al., 1990; ECHEVARRIA et al., 1990 & GASOL et al., 1991) (vgl. Abschn. 4.3.1).

GAEDKE (1992 a) beschreibt für den Bodensee 1987 ziemlich regelmäßige („fairly regular“) Biomasse-Größenspektren, deren Biomassekonzentrationen pro Größenklasse sich um  $1-1.5 \log_{10}$ -Einheiten unterscheiden (s.o.), während sich der untersuchte Größenbereich über 11  $\log_{10}$ -Größenordnungen, von  $2^{-7.5}$  bis  $2^{26.5}$  pg C Ind.  $^{-1}$ , erstreckt. Die in der vorliegenden Königssee-Untersuchung verwendeten Untersuchungs- und Berechnungsmethoden sind mit den von GAEDKE (1992 a) angewandten weitgehend identisch, so daß diese Spektren unmittelbar vergleichbar sind. Die Biomasse-Größenspektren des Königssees sind mit Unterschieden von 1.0 bis 2.5  $\log_{10}$ -Einheiten der Biomassekonzentration (pg C ml $^{-1}$ ) pro Größenklasse, bei 10 untersuchten ( $\log_{10}$ -) Größenordnungen, von  $2^{-7.5}$  bis  $2^{24.5}$  pg C Ind.  $^{-1}$ , als recht regelmäßig zu bezeichnen. Die am Bodensee erstellten Biomasse-Größenspektren basieren auf den Messungen eines großen Wissenschaftlerteams (SFB 248). Die zugrundeliegenden Biomasseindizes der Arten entstammen langjährigen Meßreihen, somit kann die Kontinuität der Spektren von Königssee und Bodensee, trotz der am Königssee um eine Größenordnung höheren Variabilität, als sehr ähnlich angesehen werden.

Das Biomasse-Größenspektrum des Königssees bildet ein Kontinuum im Größenbereich von Bakterien bis Crustaceen. „Lücken im Spektrum“ (Bereiche ohne nachweisbare Biomasse) treten nicht auf. Dieser Trend setzt sich vermutlich bis zu den Raubfischen fort.

#### 4.3.2 Steigung der Biomasse-Größenspektren im Königssee

In der Steigung der Regressionsgeraden der Biomasse-Größenspektren spiegelt sich die Effizienz wieder, mit der die Primärproduktion von kleinen zu großen Organismen transferiert wird (vgl. Abschn. 4.3.3). Während in den von SHELDON et al. (1972 & 1977) und WITEK & KRAJEWSKA-SOLTYS (1989) untersuchten Biotopen des offenen Ozeans die Biomassekonzentration über einen weiten Größenbereich nahezu konstant ist, nimmt in anderen die Konzentration mit der Größe der Organismen ab (RODRIGUEZ & MULLIN, 1986 a; SPRULES & MUNAWAR 1986). Dies wird auch aus theoretischen Erwägungen von einigen Autoren gefordert (z.B. PLATT & DENMANN, 1978 & 1979; PLATT, 1985). Auch GASOL et al. (1991) fanden, in einem kleinen See, eine signifikante Abnahme der Biomasse mit der Organismengröße. Dahingegen stellten AHRENS & PETERS (1991) in ihrer Untersuchung an 15 kanadischen Seen eine signifikante Zunahme der Biomasse mit der Größe fest. Diesen Trend zeigen auch die Arbeiten von PETERS

(1983) und PROFT & RONNEBERGER (1987). Viele für limnische Ökosysteme beschriebene Steigungen normalisierter Biomasse-Größenspektren haben dahingegen, von methodisch bedingten modalen Biomasseverteilungen abgesehen, Steigungswerte von  $-1$  (SPRULES & MUNAWAR, 1986; SPRULES et al., 1988; RODRIGUEZ et al., 1990). Eine solche, von der Organismengröße unabhängige, gleichmäßige Biomasseverteilung beschreibt auch GAEDKE (1992 a) für den Mittelwert der Vegetationsperiode des Bodensees. Die Steigungen der für 0–20 m und 0–100 m berechneten normalisierten Biomasse-Größenspektren des Bodensees ( $a_{0-100m} = -0.999 \pm 0.025$ ;  $a_{0-20m} = -0.963 \pm 0.023$ ; Mittelwerte der Vegetationsperiode  $\pm$  Standardfehler) waren nicht oder nur geringfügig positiver als  $-1$ . Auch die Unterschiede der Steigungen der Biomasse-Größenspektren der gesamten Wassersäule und der obersten 20 m waren nicht signifikant voneinander verschieden. (Unterschied im t-Test auf 5%-Niveau nicht signifikant). Die (ebenfalls nicht signifikant von  $-1$  unterschiedenen) Steigungen der Biomasse-Größenspektren des Königssees (Mittelwert der Vegetationsperiode) waren zwar geringfügig negativer als  $-1$ , aber trotzdem nicht signifikant von denen des Bodensees verschieden. Dies gilt unabhängig davon, ob die Steigungen des normalisierten Biomasse-Größenspektren des Königssees mit als eine Einheit behandelten koloniebildenden Organismen (wie weitgehend bei der Berechnung der Spektren des Bodensees) oder mit als Einzelzellen behandelten koloniebildenden Organismen berechnet wurden.

Werden in einem „reduzierten Spektrum“ die in den meisten in der Literatur beschriebenen Untersuchungen nicht bearbeiteten Organismen kleiner  $3 \mu\text{m}$  ESD (kleiner Größenklasse 1 entsprechend  $2 \text{ pg C Ind.}^{-1}$ , vor allem Bakterien und APP) aus der Berechnung der Steigung herausgenommen, ändert dies die Steigung der Biomasse-Größenspektren nur unwesentlich.

Die Untergruppe der herbivoren Organismen wies im Königssee ( $a_{0-100m} = -0.69 \pm 0.07$ ), wie auch im Bodensee ( $a_{0-100m} = -0.74 \pm 0.05$ ), eine signifikant flachere Steigung als das Gesamtspektrum auf. Dies war auch für das Phytoplankton (ohne procaryotische APP Zellen) der Fall ( $a_{0-100m} = -0.84 \pm 0.08$ ). Dies bedeutet, daß die Biomasse pro Größenklasse mit der Körpergröße der Organismen zunimmt.

Diese weitgehende Übereinstimmung der Steigungen der Regression normalisierter Biomasse-Größenspektren von Königssee und Bodensee ist insofern erstaunlich, als eine Reihe von Autoren einen Zusammenhang der Steigung mit dem trophischen Status des Gewässers festgestellt haben. Nach SPRULES & KNOEHEL (1984), SPRULES & MUNAWAR (1986), PROFT & RONNEBERGER (1987) und AHRENS & PETERS (1991) sind nährstoffarme Seen im Vergleich zu nährstoffreicheren Systemen durch eine insgesamt geringere Biomasse und durch negativere Steigungen der Biomasse-Größenspektren, also einen höheren Anteil kleiner Organismen gekennzeichnet. Diese Dominanz von kleinen Organismen in nährstoffarmen Systemen wird u.a. auch von GELLER (1991), WATSON & McCAULEY (1988) und STOCKNER & PORTER (1988) beschrieben.

Während der Königssee mit einer Jahresprimärproduktion von  $77 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  nach SIEBECK (1982) ein oligotropher See ist, wird der Bodensee mit seiner vierfach höheren Jahresprimärproduktion (etwa  $300 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  in den Jahren 1980–1989 nach TILZER et al., 1991) als mesoeutroph eingestuft. Dementsprechend wären im Königssee deutlich negativere Steigungen als im Bodensee zu erwarten gewesen. Allerdings liegen die jahresdurchschnittlichen Biomassen beider Seen in einem sehr ähnlichen Bereich (vgl. Abschn. 4.2.2, Tab. 58).

Durchschnitt der Vegetationsperiode nicht signifikant voneinander unterschieden. Ausgeprägte saisonale Änderungen der Steigung der Biomasse-Größenspektren, wie sie vom Bodensee bekannt sind, waren im Königssee nur tendenziell zu erkennen. Hierbei lagen die positivsten Steigungswerte im Herbst (Phase IV, abnehmende Schichtungsstabilität) und die negativsten im Frühjahr (Phase I und II) vor.

Die Steigungen der normalisierten Biomasse-Größenspektren (der euphotischen Zone und der gesamten Wassersäule) waren 1992 im Durchschnitt der Vegetationsperiode nicht signifikant von  $-1$  unterschieden. Die Biomassekonzentration war unabhängig von der Körpergröße. Trotz unterschiedlichem Trophiegrad waren die Biomasse-Größenspektren von Königssee und Bodensee im

#### 4.3.3 Trophische Weitergabe-Effizienz

Die Effizienz, mit der Primärproduktion zu höheren trophischen Niveaus und von kleinen zu großen Organismen transferiert wird, kann nach GAEDKE (1993) wie folgt abgeschätzt werden (die Formeln sind in Tab. 72 zusammengestellt): Die Ingestionseffizienz (C) beschreibt den Anteil der Beuteproduktion ( $P_1$ ), der nach Abzug aller nicht durch Fraß verursachten Verluste

Tab. 71: Literaturübersicht zu Parametern normalisierter Biomasse-Größenspektren: ESD = „equivalent spherical diameter“ in  $\mu\text{m}$ . (a) SPRULES & MUNAWAR, 1986; (Größenklassen  $<2.7 \mu\text{m}$  und  $>1150 \mu\text{m}$  ESD ohne nachweisbare Biomasse gingen nicht in die Regression ein.) (b) SPRULES et al., 1988; (c) AHRENS & PETERS, 1991; (d) GASOL et al. (1991); (e) RODRIGUEZ et al. (1990); (f) GAEDKE, 1992 a ( $v$  = vollständiges Spektrum und  $r$  = reduziertes Spektrum); (g) diese Untersuchung. (1) sieben gepoolte Proben pro See; (2) 1–23 Spektren pro See; (3) Range aus (f) Fig. 5A; (4) Range aus (f) Fig. 5B; (5) Umrechnung auf  $\log_{10}(\mu\text{g l}^{-1})$  unter Annahme eines Kohlenstoffindex von 11 %: 1.47 (1.24–1.62); (6) Umrechnung auf  $\log_{10}(\mu\text{g l}^{-1})$ : 1.59 (1.01–1.82).

Station	Qu.	ESD ( $\mu\text{m}$ )	Median Steigung (Range)	Median Achsenabschnitt (Range)	Range von $r^2$	n
$\log_{10}(\mu\text{g FG l}^{-1})$ : North Pacific	(a)	2.7–1150	-1.16 (-)	0.10 (-)	0.97	1
Lake Superior	(a)	2.7–1150	-1.10 (-1.00–-1.15)	0.61 (0.41–0.73)	0.94–0.98	11
Lake Huron	(a)	2.7–1150	-1.02 (-0.90–-1.18)	0.90 (0.64–1.65)	0.59–0.94	8
L.Huron, Geor. Bay	(b)	1.0–1150	-1.05 (-0.87–-1.14)	0.54 (0.23–1.18)	0.79–0.90	10
L.Huron, Nort. Ch.	(b)	1.0–1150	-0.95 (-0.83–-1.11)	0.63 (0.17–1.00)	0.77–0.88	9
Lake Ontario	(a)	2.7–1150	-0.97 (-0.90–-1.04)	1.82 (1.35–2.16)	0.82–0.90	4
Lake Erie	(a)	2.7–1150	-0.99 (-0.77–-1.24)	1.99 (1.79–2.41)	0.62–0.90	4
Lake St. Clair	(a)	2.7–1150	-0.90 (-0.76–-1.05)	1.46 (1.11–1.83)	0.68–0.89	14
25 Inland Lakes	(a)	2.7–1150	-0.98 (-0.92–-1.05)	1.36 (0.92–1.93)	0.93–0.98	25 <sup>(1)</sup>
15 Inland Lakes	(c)	0.2–1600	-0.90 (-0.75–-1.01)	2.41 (1.70–3.89)	0.84–0.97	56 <sup>(2)</sup>
L. Ciso	(d)	0.3–500	-1.10 (-0.87–-1.41)	1.51 (1.05–1.92)	0.82–0.97	36
L. Caldera	(e)	1.0–1500	-0.967 (mean)	6.35 (mean)	0.96	13
$\log_2(\text{pg C ml}^{-1})$ : Bodensee (0–100) v	(f)	0.2–1500	-1.00 (-0.9–-1.2) <sup>(3)</sup>	etwa 11	0.98	35
Bodensee (0–100) r	(f)	2.3–1500	-1.00 (-0.8–-1.3) <sup>(4)</sup>			35
Königssee (0–20) v	(g)	0.2–750	-1.06 (-0.97–-1.12)	11.66(10.89–12.16) <sup>(5)</sup>	0.92–0.97	32
Königssee (0–20) r	(g)	2.3–750	-1.09 (-0.94–-1.18)	12.05(10.15–12.84) <sup>(6)</sup>	0.83–0.94	32

Tab. 72: Formeln zur Berechnung der trophischen Weitergabe-Effizienz und des aktivitätsgewichteten mittleren Gewichts der herbivoren bzw. der autotrophen Organismen nach GAEDKE (1993).

(I)	$C = I_2/P_1$
(II)	$K_1 = P_2/I_2$
(III)	$K_1 C = P_2/P_1$
(IV)	$P/B = c_1 w^{-b}$
(V)	$B_2/B_1 = (w_2/w_1)^b K_1 C$
(VI)	$B_{(g)} = c_2 S^{a(g/w)}$
(VII)	$g_{(w)} = \log_S(w/w_0)$
(VIII)	$B_2/B_1 = S^{a(g(w_2)-g(w_1))} = (w_2/w_1)^a$
(IX)	$K_1 C = (w_2/w_1)^{a-b}$
(X)	$w_h = \sum (w_i c_3 w_i^{-b} B_i) / \sum (c_3 w_i^{-b} B_i)$



Tab. 73: Trophische Weitergabe-Effizienz: Durchschnittliches Körpergewicht ( $\log_2$  [pg C Ind.  $^{-1}$ ]) der herbivoren (Ciliaten, Rotatorien und herbivore Crustaceen, mit  $[W_2+]$  und ohne  $[w_2]$  den potentiell carnivoren Copepodit- und Adultstadien von *Cyclops abyssorum*) und der autotrophen (ohne APP  $[w_1]$ ) Organismen. Steigung des Biomasse-Größenspektrums vom Sheldon-Typ und die daraus berechneten trophischen Weitergabe-Effizienzen  $K_1C$  (wiederum mit und ohne Copepodit- und Adultstadien von *C. abyssorum*).

Zeitraum	$w_2$ Herbivore ohne <i>Cyclops</i>	$w_2$ Herbivore mit <i>Cyclops</i>	$w_1$ Autotrophe Einzelzellen	Steigung Sheldon Spektrum	$K_1C$ ohne <i>Cyclops</i>	$K_1C$ mit <i>Cyclops</i>
Königssee: Mw. Vegetationsper.	17.1±4.9	18.8±4.5	3.4±4.9	-0.013	0.08	0.06
Phase I	17.0±4.9	19.5±3.9	2.9±4.6	-0.012	0.08	0.05
Phase II	16.1±5.0	18.5±4.8	3.2±4.2	-0.034	0.08	0.05
Phase III	18.4±4.5	19.0±4.3	3.7±5.0	+0.029	0.11	0.10
Phase IV	17.0±5.2	18.4±4.9	5.1±5.2	+0.026	0.16	0.13
Phase V	15.4±4.8	18.1±4.6	3.1±5.6	+0.019	0.14	0.09
Bodensee: Mw. Vegetationsper.		15.3	5	+0.03		0.21
zeitiges Frühjahr		13.0	5	-0.23		>0.07
Frühsommer		17.6	5	+0.10		<0.28
Mittsommer		13.7	5	+0.03		0.26
Spätsommer		19.5	5	+0.18		<0.50

(NGM=„nongrazing mortality“, diese werden hier gleich Null gesetzt) vom Herbivoren oder Räuber aufgenommen (ingestiert) werden ( $I_2$ ). Die Produktion der Konsumentenpopulation ( $P_2$ ) hängt damit, neben der eigenen Wachstumseffizienz ( $K_1$ ), von der Produktion der Beutepopulation ab. Die trophische Weitergabe-Effizienz ( $K_1C$ ) läßt sich somit als das Verhältnis von Räuberproduktion zu Beuteproduktion beschreiben. Wenn die P/B-Verhältnisse auf beiden trophischen Ebenen proportional (Faktor  $c_1$ ) zu der mit einem speziellen Exponenten ( $b$ ) bewerteten jeweiligen Körpergröße ( $w$ ) sind (Allometrie), dann lassen sich Gleichung (III) und (IV) zu Gleichung (V) umformen. Hierbei sind  $B_1$  die Biomasse und  $w_1$  das Körpergewicht der Beute und  $B_2$  bzw.  $w_2$  diejenigen der Räuber. Das Biomasseverhältnis von Räuber zu Beute ( $B_2/B_1$ ) hängt damit vom Exponenten der Wachstumsrate ( $b$ ), von der Schrittweite, also dem Größenverhältnis von Räuber zu Beute ( $w_2/w_1$ ) sowie von der trophischen Weitergabe-Effizienz ( $K_1C$ ) ab.

Die Ausgleichsgerade eines Biomasse-Größenspektrums vom Sheldon-Typ ( $\log_{(B)}$  vs.  $\log_{(w)}$ ) läßt sich nach GAEDKE (1993) auch durch eine Potenzfunktion ausdrücken (Gl. VI), wobei  $B_{(g)}$  die Biomasse in Größenklasse  $g$  mit der durchschnittlichen Körpergröße  $w$  beschreibt, letztere verdoppelt sich in dieser Untersuchung von einer Größenklasse zur nächsten ( $S=2$ ). Hierbei ist  $a$  die Steigung der Geraden,  $c_2$  eine Konstante und  $w_0$  das Gewicht der kleinsten Größenklasse. Werden Gleichung (V) und (VIII) zu Gleichung (IX) vereinigt, dann läßt sich die trophische Weitergabe-Effizienz aus der gemessenen Steigung des Biomasse-Größenspektrums und aus Literaturwerten für den Exponenten  $b$  ( $b=0.25$  für herbivore und euthele Organismen,  $b=0.15$  für Algen und HNF) schätzen.

Problematisch ist hierbei die Annahme zum Gewichtsverhältnis von Räuber und Beute ( $w_2/w_1$ ). Um eine reali-

stische Abschätzung der Schrittweite zu erhalten, wurden phasenweise und für die gesamte Vegetationsperiode aktivitätsgewichtete Mittelwerte des Körpergewichts der Herbivoren ( $w_H$ , Gl. X) und der Algen berechnet und zueinander in Beziehung gesetzt (GAEDKE, 1993). Als herbivore Organismen wurden hierbei Ciliaten, Rotatorien und Crustaceen (letztere einmal mit und einmal ohne die potentiell carnivoren Copepodit- und Adultstadien von *Cyclops abyssorum*) aufgefaßt. Beim Phytoplankton wurde das APP ausgeschlossen, koloniebildende Algen wurden als Einzelzellen behandelt. Gewichtet wurde das mittlere Gewicht einer Größenklasse mit der (herbivoren resp. autotrophen) metabolischen Aktivität dieser Größenklasse (Gl. X). Die Wichtung nach einem Aktivitätsparameter ist notwendig, da kleine Organismen höhere metabolische Aktivitäten pro Biomasseeinheit aufweisen als größere. Die Konstante  $c_3$  wurde hierbei gleich eins gesetzt, da die metabolische Aktivität nur als dimensionsloser Wichtungsfaktor eingeht.

Herbivore Organismen besetzten im Königssee 1992 18 Größenklassen, mit *Cyclops abyssorum* waren es, wie auch im Bodensee, 19 Klassen (vgl. Abb. 57 und 58). Da die Anteile der kleinen Herbivoren, der Ciliaten und Rotatorien, im Königssee geringer als im Bodensee waren (vgl. Tab. 58), liegt im Mittel der Vegetationsperiode die aktivitätsgewichtete Körpergröße der Herbivoren im Königssee ( $2^{18.8}=456$  ng C Ind.  $^{-1}$ ) etwa um den Faktor 10 höher als im Bodensee ( $2^{15.3}=40$  ng C Ind.  $^{-1}$ ). Die saisonale Entwicklung der Durchschnittsgröße herbivorer Organismen des Königssees (ohne *C. abyssorum*) zeigt ein relatives Minimum im Frühjahr (Phase II), als die kleinen herbivoren Organismengruppen (Ciliaten und Rotatorien) vergleichsweise hohe Biomasseanteile und maximale Aktivitätsanteile aufweisen. Maximale Körpergröße erreichen die herbivoren Organismen im Sommer (Phase III) während des Cladocerenmaxi-

mums. Anschließend sind die Werte rückläufig, bis in Phase V das absolute Minimum erreicht wird (hoher Anteil kleiner Herbivorer, besonders Nauplien).

Wird die dominante Crustaceen-Art des Königssees **C. abyssorum** hinzugenommen, dann überlagert die Entwicklung dieser Art (sommerliches Minimum, Maximum in der kalten Jahreszeit) diejenigen der restlichen, durch Cladoceren geprägten herbivoren Organismen (Sommermaximum besonders der Cladoceren) dergestalt, daß eine vom zeitigen Frühjahr bis zum Jahresende stetig rückläufige Durchschnittsgröße herbivorer Organismen besteht. Im Gegensatz hierzu verläuft die Entwicklung im Bodensee deutlich zweigipflig, ein erstes Maximum der Körpergröße herbivorer Organismen tritt während des Klarwasserstadiums (erstes Daphnienmaximum), ein zweites im Spätsommer 1987 zutage. Auch sind die saisonalen Änderungen im Bodensee sehr viel prägnanter als im Königssee. Im Verlauf der Vegetationsperiode ändert sich das durchschnittliche Körpergewicht der herbivoren Organismen im Bodensee um mehr als sechs Größenklassen (Faktor 24 vom zeitigen Frühjahr zum Frühsommer und Faktor 90 zum Spätsommer), im Königssee hingegen nur um drei (ohne **C. abyssorum**) bzw. weniger als zwei Größenklassen (mit **C. abyssorum**). Aufgrund der unterschiedlichen Phasenlängen in beiden Seen darf dies aber nur im Rahmen des allgemein bestehenden Trends zu geringerer Variabilität im oligotrophen Königssee gewertet werden.

Als repräsentative Futterorganismen der Herbivoren können unter den autotrophen Organismen des Bodensees nach GAEDKE (1993) mit Bezug auf KNISELY & GELLER (1986) und GAEDKE (1992 b) diejenigen der Größenklasse 5 ( $2^5=32$  pg C Ind.<sup>-1</sup> etwa ESD 7–9 µm) gelten. Saisonale Änderungen im Räuber-Beute-Gewichtsverhältnis wurden hier ausschließlich von der Änderung der durchschnittlichen Herbivorengroße verursacht (GAEDKE, 1992 b & 1993). Im Königssee ist der aktivitätsgewichtete Mittelwert der autotrophen Organismen mit Größenklasse 3.4 ( $2^{3.4}=11$  pg C Ind.<sup>-1</sup> etwa ESD 6 µm) etwas geringer (gewichtbezogener Unterschied zum Bodensee Faktor 3). In der saisonalen Entwicklung spiegelt der kontinuierliche Anstieg der Durchschnittsgröße der Algen vom zeitigen Frühjahr (Phase I) bis in den Spätsommer (Phase IV) die Verschiebung des Schwerpunktes der Phytoplanktonzusammensetzung zu immer größeren Algen, z.B. von **Stephanodiscus cf. hantzschii** (GK 5) zu **Cyclotella bodanica** (GK 10) wieder.

Der hohe Anteil kleiner, gut freßbarer Phytoplankter im Frühjahr wird aber z.T. auch durch hohe Biomassewerte koloniebildender Formen mit kleinen Einzelzellen, wie z.B. **Uroglena americana** (GK 3 als Einzelzelle, GK 13 als Kolonie) oder anderer, aufgrund ihrer Längenausdehnung schlecht freßbarer Algen, z.B. der Gattung **Synedra** (GK 5 bis 9), vorgetäuscht. Werden bei der Berechnung der aktivitätsgewichteten durchschnittlichen Größe der autotrophen Zellen die koloniebildenden Formen als Kolonien aufgefaßt, dann entfällt die durchschnittliche Phytoplanktonzelle, ähnlich wie im Bodensee, auf Größenklasse 4.3 ( $2^{4.3}=20$  pg C Ind.<sup>-1</sup> etwa ESD 7 µm), und die saisonalen Unterschiede werden weitgehend nivelliert.

Die wie angegeben (mit Einzelzellen) berechneten mittleren Zellgrößen der autotrophen Organismen stellen also nur eine erste Näherung für die typische, freßbare Zelle des Königssees dar. Für die Berechnung der trophischen Weitergabe-Effizienz spielt das Räuber-Beute-Gewichtsverhältnis jedoch eine geringere Rolle als die im Exponenten stehenden Parameter (Gl. X; vgl. auch GAEDKE 1993, table 2).

Das mittlere Räuber-Beute-Gewichtsverhältnis ist im Königssee (13.000:1 ohne bzw. 43.000:1 mit **Cyclops abyssorum**) um den Faktor 10 höher als im Bodensee (1300:1). Ähnlich wie im Bodensee werden während der Frühjahrsblüte des Phytoplanktons (im Königssee in Phase II, im Bodensee etwa im Mai) unterdurchschnittliche Werte des Räuber-Beute-Gewichtsverhältnisses und erst im Anschluß hieran extrem hohe Werte erreicht (s.u.). Im Bodensee steigt das Räuber-Beute-Gewichtsverhältnis Größenverhältnis vom zeitigen Frühjahr bis zum Frühsommer von 250:1 auf 6.200:1 (Faktor 25). In derselben Zeitspanne steigt das Biomasseverhältnis ( $B_2/B_1$ ) um den Faktor 9 (GAEDKE, 1993). Dieser in kurzer Zeit erfolgende starke Anstieg der Biomasse der großen Organismen läßt sich nach GAEDKE (1993) nur durch eine Steigerung der trophischen Weitergabe-Effizienz erklären (GL. V): Bei unverändertem Exponenten b würde eine Erhöhung des Räuber-Beute-Biomasseverhältnisses um den Faktor 9 ansonsten nur durch eine unrealistisch erscheinende und im Widerspruch zu den Meßergebnissen stehende Erhöhung des Räuber-Beute-Gewichtsverhältnisses um mehr als den Faktor 6.000 bewirkt werden können.

Die Änderungen der Räuber-Beute-Gewichtsverhältnisse im Königssee sind bei insgesamt höheren Werten weniger ausgeprägt als im Bodensee: Das Räuber-Beute-Gewichtsverhältnis fällt von 17.600:1 in Phase I auf 7.600:1 in Phase II (Algenblüte) und verdreifacht sich von Phase II zu Phase III auf einen Wert von 26.600:1. Phase III unterscheidet sich auch hinsichtlich des Biomasseverhältnisses der Herbivoren und Autotrophen, nur in dieser Zeit übersteigt die herbivore Biomasse die Autotrophe (um den Faktor 2 und mehr, vgl. Tab. 57). Das Räuber-Beute-Biomasseverhältnis (vgl. Tab. 43) steigt von Phase II auf Phase III von 0.4:1 auf 2.0:1 um den Faktor 5 (ohne **C. abyssorum**) bzw. von 0.9:1 auf 2.7:1 um den Faktor 3 (mit **C. abyssorum**). Dies würde nach Gleichung V bei wiederum als konstant angenommenem Exponenten b eine Erhöhung des Räuber-Beute-Gewichtsverhältnisses um den Faktor 625 (ohne **C. abyssorum**) bzw. 61 (mit **C. abyssorum**) erfordern, falls nicht auch die trophische Weitergabe-Effizienz in dieser Zeit ansteige. Gemessen wurde aber nur eine Steigerung des Räuber-Beute-Gewichtsverhältnisses um den Faktor 3.5 (ohne **C. abyssorum**) bzw. 1.1 (mit **C. abyssorum**). Also muß die trophische Weitergabe-Effizienz in dieser Zeit zunehmen.

Der Theorie zufolge werden in oligotrophen Gewässern viele, kleine ( $w_2/w_1$  - klein) Transferschritte entlang des Größengradienten und eine geringe trophische Weitergabe-Effizienz ( $K_1C$ ) für den Transfer vom Primärproduzenten zum Top-Konsumenten erwartet, die einzelnen Transferschritte können hierbei durchaus mit hoher Ef-





fizienz erfolgen; für eutrophe Gewässer werden wenige, große ( $w_2/w_1$  groß) Transferschritte und eine insgesamt größere trophische Weitergabe-Effizienz erwartet (STOCKNER & PORTER, 1988; GELLER, 1991). So ergeben zum Beispiel zwei Transferschritte einer Effizienz von 0.2 mit 0.04 eine höhere Gesamteffizienz, als sie mit drei Schritten auch bei höherer Effizienz des einzelnen Transferschrittes erreicht werden kann (z.B.  $0.3^3=0.027$ ). Entsprechend liegt der Wert der trophischen Weitergabe-Effizienz des mesotrophen Bodensees im saisonalen Durchschnitt doppelt bis dreimal (ohne und mit **Cyclops abyssorum**, also in Abhängigkeit des herbivoren Ernährungsanteils dieser omnivoren Art) so hoch wie im oligotrophen Königssee. Auch wenn die mittlere Größe des Phytoplanktons im Königssee, wie im Bodensee (GAEDKE, 1993), mit Größenklasse 5 angesetzt wird, verändert sich dieses Verhältnis nicht wesentlich ( $K_1C=0.11$  ohne und  $K_1C=0.08$  mit **C. abyssorum**).

Vom zeitigen Frühjahr bis zum Hochsommer steigt in beiden Seen die trophische Weitergabe-Effizienz. Im Königssee erfolgt dieser Anstieg kontinuierlich, im Bodensee wird ein erstes relatives Maximum während des Klarwasserstadiums und das Hauptmaximum während des Spätsommers erreicht. In beiden Seen werden hohe trophische Weitergabe-Effizienzen kurze Zeit nach Blüten kleiner, gut freßbarer Algen erreicht. Diese Zeitverzögerung ist nach GAEDKE (1993) auf die, im Vergleich zu kleinen Phytoplanktern, hohen Generationszeiten der herbivoren Organismen zurückzuführen. Die von großen zumeist univoltinen, herbivoren Organismen besetzten Größenklassen weisen auch die größte Schwankungsbreite gegenüber dem saisonalen Mittelwert auf (vgl. Abschn. 3.8.5.6, Abb. 59).

Die trophische Weitergabe-Effizienz ist eine Eigenschaft des Gesamtsystems. Für einzelne Transferschritte muß bei gegebener Steigung des Biomasse-Größenspektrums eine um so höhere trophische Weitergabe-Effizienz gefordert werden, je höher die Anzahl der Schritte ist. Unter den für den Königssee berechneten saisonalen Durchschnittswerten der trophischen Weitergabe-Effizienz (von  $K_1C=0.08$  ohne und  $K_1C=0.06$  mit **C. abyssorum**) können sich also gut zwei Transferschritte mit einer trophischen Weitergabe-Effizienz von 0.3 bzw. 0.25 verbergen.

Im Durchschnitt der Vegetationsperiode war die trophische Weitergabe-Effizienz im oligotrophen Königssee ( $K_1C=0.08$ ) deutlich geringer als im mesotrophen Bodensee ( $K_1C=0.21$ ). Beide Seen zeigten eine vom Frühjahr zum Sommer ansteigende trophische Weitergabe-Effizienz, aber während sich die Werte im Bodensee um einen Faktor sieben änderten, erfolgte im Königssee lediglich eine Verdopplung.

#### 4.4 Holon-Theorie und Emergenz Die Variabilität der Biomasse im Königssee

Ökosysteme sind nach TISCHLER (1984) durch ein Netz von Rückkopplungskreisen verbundene, funktio-

nelle Raum-Zeitgefüge von Biozönose und Biotop. Allgemein besteht ein System aus seinen materiellen Bestandteilen und den zwischen den Elementen auftretenden Wechselwirkungen, dem Informationsfluß. Die räumlich-zeitliche Anordnung der Elemente und die Natur der Wechselwirkungen innerhalb eines solchen Systems sind das zentrale Thema der Ökologie.

Die einzelnen Elemente eines Systems werden sinnvollerweise zu in sich relativ selbständigen, durch funktionelle Gemeinsamkeiten verbundenen Untereinheiten zusammengefaßt. Solche abgeschlossenen Untereinheiten oder Entitäten werden von KOESTLER (1967, 1970 & 1978) als **Holons** bezeichnet. Diese bilden die Elemente einer selbstregulierenden und (nach oben und unten) offenen, vielstufigen Hierarchie, die sich als pyramidenförmiges Netzwerk veranschaulichen läßt, wobei die einzelnen Holons Knoten bilden, die durch Kommunikations- und Kontrollkanäle verbunden sind (KOESTLER, 1978). Die Natur solcher Untereinheiten natürlicher Systeme ist nach KOESTLER (1967) eine doppelte, er schreibt: „*Jede dieser Entitäten hat zwei Aspekte. Sie ist ein Ganzes, bezogen auf die einzelnen Teile, aus denen sie besteht, sie ist aber gleichzeitig auch selbst Teil eines größeren Ganzen auf dem nächsten Niveau der Hierarchie. (...) Biologische Holons sind selbstregulierende offene Systeme, die sowohl die autonomen Eigenschaften von Ganzen als auch die Abhängigkeit von Teilen aufweisen.*“

Im Spannungsfeld zwischen Integration und Selbstbehauptung agieren die Holons nach strukturell festgelegten aber flexiblen Strategien. Die hierarchische Struktur ist, neben der Fähigkeit zur Selbstorganisation und zur Selbstregulation, eine der wichtigsten Eigenschaften von Ökosystemen. Darüber hinaus implizieren hierarchische Strukturen einen asymmetrischen Informationsfluß. Die untergeordneten Einheiten geben eine Vielzahl von Zustandsmeldungen, welche mit Hilfe geeigneter Filter von übergeordneten Strukturen ausgewertet werden. In der Gegenrichtung, von der Spitze der Hierarchie zur Basis, ist der Informationsfluß deutlich geringer. Dies bedeutet, daß auf höheren hierarchischen Ebenen Eigenschaften auftauchen können, die nicht aus den Eigenschaften der isoliert betrachteten Elemente erschlossen werden können (Emergenz). So schreibt z.B. MÜLLER (1992): „*On higher levels, emergent properties arise, which have additional qualities rather than being the simple sum of lower levels.*“

KOESTLER (1967, 1970 & 1978) strebt mit seiner Holontheorie oder dem holarchischen Ansatz eine Synthese von Reduktionismus und Holismus an. Der Autor kritisiert an holistischen Ansätzen, daß sie die relative Selbständigkeit von Kompartimenten unterschätzen, wohingegen reduktionistische Modelle nicht in der Lage sind, die Emergenz von Eigenschaften auf höheren, komplex organisierten hierarchischen Ebenen zu erklären.

Weitere Eigenschaften der Holons auf verschiedenen hierarchischen Ebenen nach MÜLLER (1992):

- 1) Die räumliche Ausdehnung (Größenordnung) höherer Ebenen ist größer.
- 2) Signifikante Änderungen erfolgen auf höherer Ebene langsamer.



Tab.74: Variabilität der Biomassekonzentration (0–20 m) auf verschiedenen Integrationsniveaus: In den ersten beiden Zeilenblöcken (Gesamtplankton und Großgruppen) sind die Variationskoeffizienten (Vk: prozentualer Anteil der Standardabweichung am Mittelwert der über die Zeit gewichteten Biomassekonzentration) angegeben. Für den Königssee liegen diese Berechnungen n=32 Probenreihen von 1992 zugrunde, für den Bodensee sind die Mittelwerte der Vk's der Vegetationsperioden von 5–14 einzelnen Jahren (Saison) mit jeweils 35 Probenreihen und die Vk's für den Gesamtzeitraum von 5–14 Jahre angegeben.

In den unteren beiden Zeilenblöcken (Arten und Klasse/Familien) sind die Mittelwerte der Vk's ( $\pm$  Standardabweichung, Maximum-Minimum) für n Familien, Klassen oder Arten aufgeführt. Für den Königssee liegen den Angaben die 1992er Daten zugrunde, für den Bodensee sind wiederum Mittelwerte über mehrere Vegetationsperioden und über einen Gesamtzeitraum von 5–14 Jahren angegeben.

Phytoplankton-Arten ohne Cyanophyceae (4 Arten) und ohne *Gymnodinium helveticum*; Rotatorien-Familien und Phytoplankton-Klassen ohne Cyanophyceae und ohne Klassen oder Familien, die nur eine Art umfassen.

Variationskoeffizienten (Vk's) der Biomasse verschiedener Gruppen	Königssee 1992			Bodensee		
	n	Vk $\pm$ Std. (%)	Min.–Max. <sub>(Vk)</sub> (%)	n	Vk (Saison) (%)	Vk (5–14 Jahre) (%)
Gesamtplankton	32	21		35x 5	57	61
Großgruppen:						
Algen	32	29		35x 5	83	96
Cyanophyceae	32	37			–	–
Bakterien	32	28			–	–
HNF	32	58			–	–
Ciliaten	32	32		35x 5	83	85
Rotatorien	32	55		35x 5	114	155
Crustaceen	32	43		35x14	43	99
Klasse/Familien:						
Algen-Klassen	6	54 $\pm$ 31	31–113		–	–
Ciliaten-Klassen	3	53 $\pm$ 17	35– 68		–	–
Rotatorien-Familien	3	122 $\pm$ 65	74–214		–	–
Crustaceen-Gruppen	2	79 $\pm$ 40	51–108		–	–
Algen-Arten	52	116 $\pm$ 74	32–408	56	235	343
Ciliaten-Arten	16	105 $\pm$ 52	49–192	7	201	261
Rotatorien-Arten	18	136 $\pm$ 64	49–278	20	217	345
Crustaceen-Arten	5	111 $\pm$ 42	44–151	5	142	159

3) Höhere Ebenen kontrollieren niedrigere Ebenen.

4) Höhere Ebenen können niedrigere Ebenen beinhalten („nested hierarchies“).

Die schnellen Fluktuationen auf der unteren Ebene werden nur z.T. als gedämpftes Signal an höhere Ebenen weitergegeben. Diese Dämpfung steht im Zusammenhang mit dem selbstorganisatorischen Potential des Systems (STRAILE et al., 1995).

Als Beispiel der Emergenz von Systemeigenschaften soll hier die Variabilität der Biomasse der obersten 20 m des Königssees auf verschiedenen taxonomischen und funktionellen Integrationsebenen vorgestellt und mit entsprechenden Untersuchungen am Bodensee verglichen werden.

Ausgangshypothese ist die sich aus der Holon-Theorie ergebende Dämpfung von zeitlichen und räumlichen Fluktuationen der Biomasse mit dem systematischen und funktionalen Integrationsniveau: „(...) the variations of the whole investigated complex are significantly smaller than the sums of the variations of the parts. The total system reacts invariantly to the changes of its parts.“ (WEISS, 1970; LASZLO, 1978; zit. nach MÜLLER, 1992). Als Maß der Variabilität werden hier die, unabhängig von der Gesamtbio­masse einer Art oder Gruppe vergleichbaren, Variationskoeffizienten (prozentualer Anteil der Standardabweichung am Mittelwert) verwendet.

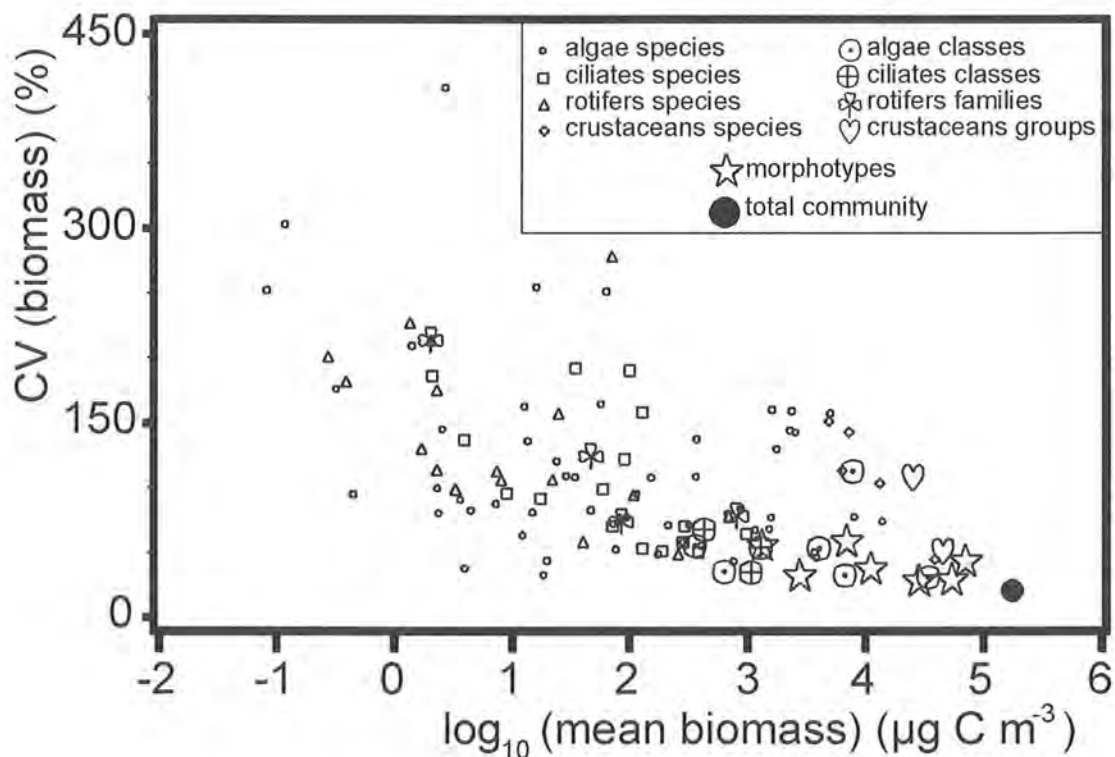
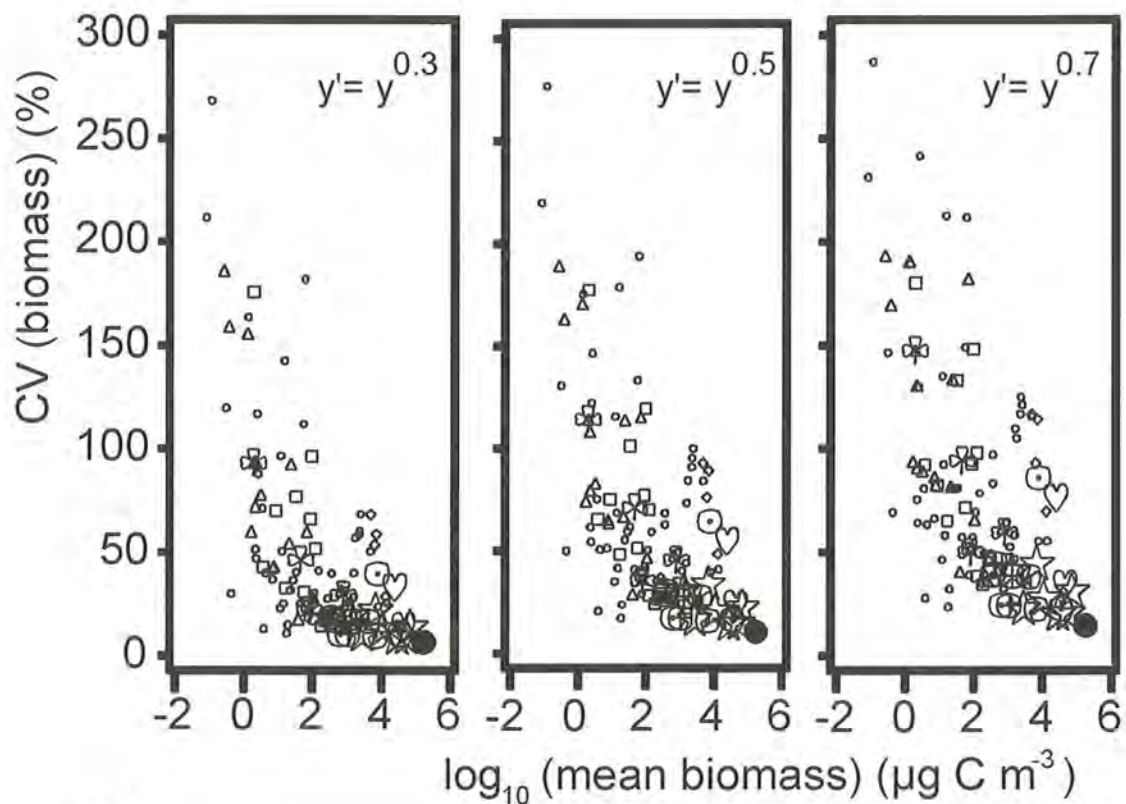
In Abbildung 75 sind die Variationskoeffizienten der über die Zeitreihe von April bis Dezember gewichteten Biomassekonzentrationen einzelner Gruppen (Arten, Klasse, Familien, Großgruppen und Gesamtplankton) zusammengestellt. Die Variationskoeffizienten wurden einmal für die Originaldaten berechnet (vgl. Tab. 74 und Abb. 75) und einmal für wurzeltransformierte Datensätze (vgl. Abb. 75)

$$y' = y^\beta,$$

wobei der Exponent  $\beta$  von 0.3 zu 0.5 und 0.7 variiert wurde. Die Wurzeltransformation minimiert den unterschiedlichen Einfluß von Extremwerten bei niedrigem und hohem Mittelwert. Gegenüber logarithmischen Transformationen hat die Wurzeltransformation den Vorteil, daß keine besonderen Annahmen für das Fehlen von Arten an einzelnen Untersuchungsterminen (Biomasse=0) getroffen werden müssen. Aus Abbildung 75 geht hervor, daß das Verhältnis von Variationskoeffizienten und durchschnittlicher Biomassekonzentration auch für die wurzeltransformierten Datensätze erhalten ist, der Einfluß von Extremwerten also gering ist.

Für Königssee und Bodensee wurden, dem Vergleich die Vegetationsperioden (im Königssee April-Dezember, im Bodensee März-Dezember) zugrundegelegt. Beide Seen wurden in dieser Zeit etwa wöchentlich beprobt.

Als unterste Ebene der Hierarchie wird das Artniveau aufgefaßt. Hierbei wurden nur die sicheren Arten be-



**Abb. 75:** Variationskoeffizienten der Biomasse (Vk's in %) auf verschiedenen Integrationsebenen: Abgebildet sind die Vk's der Arten (kleine Symbole), der Klassen bzw. Familien (mittelgroße Symbole, Crustaceengruppen=Cladoceren und Copepoden) sowie funktioneller Gruppen („morphotypes“), also Algen, APP, Bakterien, HNF, Ciliaten, Rotatorien und Crustaceen (Stern). Der schwarze Kreis steht für die gesamte Planktongesellschaft. Im unteren Teil sind die Originaldaten dargestellt, im oberen Teil sind diese zuvor mit verschiedenen Exponenten (0.3; 0.5; 0.7) transformiert worden.



rücksichtigt; Bakterien, HNF (mit **Gymnodinium helveticum**) und vier Cyanophyceen-Arten (darunter **Synechococcus spec.**, also das APP), blieben aus der Berechnung ausgeschlossen. Ebenso ausgeschlossen wurden Arten, die in weniger als 10 % der Untersuchungstermine abundant waren. Für die verbleibenden 91 Arten ergaben sich Variationskoeffizienten von 30–400 % (70–500 % im Bodensee). Die artenreichste Gruppe, das Phytoplankton, deckte hierbei den größten Wertebereich ab. Weder im Königssee (100–140 %) noch im Bodensee (140–240 %) ergaben sich wesentliche Unterschiede zwischen den artbezogenen Mittelwerten der Variationskoeffizienten der Organismengruppen (Algen, Ciliaten, Rotatorien und Crustaceen).

Auf dem nächsten Integrationsniveau, der Stufe von taxonomischen Klassen und Familien, die auf ähnliche ökologische Funktionen und Ansprüche hindeuten, liegen die Variationskoeffizienten der 14 Klassen bzw. Familien im Königssee zwischen 30–210 %. Für die Großgruppen (Algen, APP, Bakterien, HNF, Ciliaten, Rotatorien und Crustaceen) beträgt der Variationskoeffizient 30–60 % (im Bodensee 80–110 %) und für die Gesamtbio­masse der Planktongesellschaft nurmehr 21 % (im Bodensee 57 %).

Bei einer Ausdehnung des Berechnungszeitraums für den Bodensee auf 5 Jahre (und bis zu 14 Jahre für Crustaceen) erhöhen sich die Werte auf Artniveau um den Faktor 1.4 (160–350 %), auf der Ebene der Großgruppen um den Faktor 1.2 (90–160 %); die Fluktuationen des Gesamtplankton bleiben mit einem Variationskoeffizienten von 61 % weitgehend unverändert.

Für beide Seen gilt, daß Arten mit höherer durchschnittlicher Biomasse tendenziell geringere Fluktuationen aufweisen. Arten mit geringer durchschnittlicher Biomasse treten oft nur kurze Zeit im Jahr in Erscheinung. Höhere Variationskoeffizienten bei mittlerer oder gar höherer Biomasse zeigen im Bodensee besonders größere Arten, die zu bestimmten Zeiten ausgeprägte Blüten ausbilden. Eine solche Blütenbildung ist für den Königssee weitgehend untypisch (Ausnahmen **Uroglena americana** und **Asterionella formosa**). Die saisonalen Änderungen der Biozö­senstruktur verlaufen im oligotrophen Königssee wesentlich langsamer und ausgeglichener als z.B. im meso-eutrophen Bodensee (vgl. Abschn. 4.2.1–7). Dies obgleich die Biomassekonzentrationen und die Struktur der Nahrungsnetze in beiden Seen ähnlich sind. Darüber hinaus können externe Einflüsse, wie z.B. interne Seiches im Bodensee, eine große Rolle spielen (STRAILE et al., 1995).

Die Reduktion der Fluktuation der („standing-stock“-) Biomasse mit steigendem Integrationsniveau bleibt auch bei den wurzeltransformierten Daten erhalten. Da das Phänomen zudem in zwei verschiedenen Ökosystemen sowie bei verschiedenen zeitlichen Integrationsrahmen in unterschiedlichem Maße ausgeprägt ist, handelt es sich mit hoher Wahrscheinlichkeit um eine immanente Eigenschaft natürlicher Systeme.

Die zeitlichen Fluktuationen der („standing-stock“-) Biomasse nahmen mit zunehmendem systematischen Integrationsniveau ab. Der Variationskoeffi-

zient (prozentualer Anteil der Standardabweichung am Mittelwert) der durchschnittlichen Gesamtbio­masse des Planktons lag 1992 bei 21 %, die entsprechenden Werte auf Artniveau bewegten sich zwischen 30 % und 400 %. Dieses Phänomen ist im nährstoffarmen Königssee deutlicher ausgeprägt als im vergleichsweise nährstoffreichen Bodensee. Wie auch das PEG-Modell besagt, ist ein oligotrophes, eher „bottom-up“-kontrolliertes Ökosystem durch kontinuierliche, wenig prägnante Änderungen der Biomassekonzentrationen gekennzeichnet; im Vergleich hierzu erscheinen die Änderungen in einem eutrophen, eher „top-down“-kontrollierten Ökosystem dramatisch.

## 5 Zusammenfassung und Ausblick

Primäres Ziel dieser Untersuchung war es, Struktur und Saisondynamik der planktischen Biozönose eines der letzten großen oligotrophen Seen im Voralpengebiet zu dokumentieren. Weiterhin sollte festgestellt werden, ob in den zwölf Jahren seit der ersten ausführlichen Untersuchung des Königssees (SIEBECK, 1985) wesentliche Veränderungen eingetreten sind. Darüber hinaus sollte die Biozönose des Königssees mit denen anderer Seen ähnlicher und höherer Trophie verglichen werden, um Gemeinsamkeiten und Unterschiede herauszuarbeiten. Hier bot sich vor allem der ausführlich und mit weitgehend identischen Methoden bearbeitete Bodensee an. Die saisonale Abundanz- und Biomasseentwicklung aller heute als relevant erachteten Planktongruppen (Phytoplankton, APP, Bakterien, HNF, Ciliaten, Rotatorien und Crustaceen) sowie die wichtigsten abiotischen Parameter (Temperatur, Sichttiefe, Stratifikation und Nährstoffgehalt) in den obersten 20 m (entsprechend der euphotischen Zone) und der gesamten Wassersäule wurden während der Vegetationsperiode 1992 (April bis Dezember) mit einem zeitlich hochauflösenden Be­probungsraster erfaßt. Besonderer Wert wurde hierbei auf die zeitlich möglichst parallele Messung aller Parameter gelegt, die somit direkt aufeinander bezogen werden können.

Interannuell konstante Entwicklungsmuster einiger Parameter (Temperatur, Stratifikation, Phytoplankton, Rotatorien, Crustaceen) konnten anhand älterer Untersuchungen erkannt und bestätigt werden. Die mikrobiellen Organismengruppen (Bakterien, APP, HNF und Ciliaten) des Königssees wurden hier erstmals untersucht.

Aus dem Biomasseverlauf wurde mit Literaturwerten über P/B-Verhältnisse die Primär- und Sekundärproduktion geschätzt. Anhand der Produktionswerte sowie einer Annahme zur Wachstumseffizienz (30 %) wurde geschätzt, inwieweit der Nahrungsbedarf verschiedener Konsumenten (HNF, Ciliaten, Rotatorien, Crustaceen und die Gesamtheit der herbivoren Organismen) die Produktion ihrer potentiellen Nahrungsgrundlage übersteigt, die Konsumenten also eine „top-down“-

Kontrolle ausüben. Die prozentualen Anteile einzelner herbivorer Gruppen an der Produktion aller Herbivoren und das Produktionsverhältnis von Autotrophen zu Herbivoren wurde außerdem anhand eines weiteren Aktivitätsparameters (metabolische Aktivität) geschätzt. Die mit beiden Methoden – Produktionsberechnung und metabolische Aktivität – erzielten Ergebnisse wiesen eine hohe Übereinstimmung auf.

Es wurden Biomasse-Größenspektren der Planktonbiozönose erstellt, aus deren Kontinuität und Steigung über aktivitätsgewichtete Durchschnittsgrößen der Produzenten und Konsumenten auf die Transfereffizienz entlang des Größengradienten in der Nahrungskette geschlossen wurde.

Im folgenden sind stichpunktartig die wichtigsten Ergebnisse aufgeführt:

- Das Untersuchungsjahr 1992 war außergewöhnlich warm. Die Monatsmittelwerte der Wassertemperatur an der Oberfläche lagen im Juli und August bei 16–20°C und damit deutlich höher als 1978–1980 (maximal 16°C im August). Solche im Vergleich zu früheren Jahren ungewöhnlich hohen Wassertemperaturen waren allerdings nur in den obersten Wasserschichten zu finden. Bereits in 5 m Tiefe lag die maximale Monatsmitteltemperatur 1992 nur 1.5°C höher als 1978–1980 (13.5°C vs. 12°C im August) und ab 10 m Tiefe (maximal 8°C im Oktober) war kein Unterschied zwischen den Untersuchungsjahren mehr festzustellen.
- Auch 1992, wie bereits 1978–1980 und in den 40er Jahren, bildete der Königssee während der Stagnationsphase kein homothermes Epilimnion von nennenswerter Mächtigkeit. Der thermisch stabil geschichtete Bereich (Metalimnion) erstreckte sich bis in eine Tiefe von maximal 10 m.
- Der sommerliche Wärmegewinn des Königssees (0–50 m) lag 1992 mit etwa 500 MJ m<sup>-2</sup> rund 100 MJ m<sup>-2</sup> höher als 1978–1980. Dieser Wert ist aber im Vergleich zu anderen Seen als niedrig einzuschätzen. Die erreichte Stabilität der thermischen Schichtung (3–5 KJ m<sup>-2</sup> an verschiedenen tiefen Meßstationen) hingegen ist vergleichsweise hoch.
- Die Sichttiefe war 1992 mit zumeist 5–10 m (und maximal 16.5 m) etwas niedriger als 1978–1980. Auch die aus der Sichttiefe abgeschätzte euphotische Tiefe lag mit durchschnittlich 16 m (Bereich 7–23 m) etwas niedriger als 1978–1980 (20 m). Die euphotische Zone erstreckte sich damit bis in das Hypolimnion. Der Königssee gehört nach wie vor zu den klarsten Gewässern Mitteleuropas.
- Der Nährstoffgehalt des Königssees war 1992 gegenüber 1978–1980 unverändert. Die auftretenden Nitratstickstoff- (370–620 µg NO<sub>3</sub>-N l<sup>-1</sup>) und Silikatkonzentrationen (60–800 µg Si l<sup>-1</sup>) entsprachen denen anderer oligotropher Seen. Gelöster reaktiver Phosphor (SRP) lag nach wie vor nur in Konzentrationen im Bereich der Nachweisgrenze vor.
- Die durchschnittliche Phytoplankton-Biomasse in der euphotischen Zone war mit 65 µg C l<sup>-1</sup> 1992 etwas höher als 1978–1980 (40 µg C l<sup>-1</sup>) und lag im

selben Bereich wie die des Bodensees (1987–1991: 60 µg C l<sup>-1</sup>). Deutlicher als 1978–1980 war 1992 im Königssee eine zweigipflige, durch ein Frühjahrs- und ein Herbstmaximum charakterisierte Phytoplanktonentwicklung zu erkennen, wie sie auch für andere oligotrophe Seen (z.B. Attersee) typisch ist. Mehr als die Hälfte der Phytoplankton-Biomasse wurde im Durchschnitt der Vegetationsperiode von Diatomeen gestellt, an zweiter Stelle folgten Cyanophyceen (vor allem APP) und den dritten Platz teilten sich Chryso- und Dinophyceen. Bei einem Artenbestand von insgesamt 67 Arten waren Chlorophyceae (18 Arten), Diatomeen (14) und Chrysophyceen (13) die artenreichsten Gruppen.

- Die prokaryotischen Gruppen (APP und Bakterien) hatten 1992 mit 25 % im Königssee gegenüber 20 % im Bodensee (1987–1991) tendenziell einen höheren prozentualen Anteil an der Gesamtproduktion der Planktongesellschaft. Dies stimmt mit der von PORTER et al. (1988) aufgestellten MOMS-Hypothese (inverses Verhältnis von Trophie und mikrobieller Produktion) überein. In der kalten Jahreszeit wurde das Pikoplankton durch den Fraßdruck der heterotrophen Flagellaten kontrolliert, welche selbst im Sommer durch „herbivore“ Organismen soweit dezimiert wurden, daß sie in der warmen Jahreszeit weniger als die Pikoplanktonproduktion konsumierten. Der nachlassende Fraßdruck ermöglichte eine Steigerung der mikrobiellen Produktion, so daß auch der zweite Teil der MOMS-Hypothese, höhere mikrobielle Aktivitäten im Sommer, bestätigt werden konnte. Im Durchschnitt der Vegetationsperiode lagen die Biomassekonzentrationen der Bakterien, des APP und der HNF in der euphotischen Zone bei 29, 9 und 7 µg C l<sup>-1</sup>.
- Eine Ciliaten-Biomasse in der euphotischen Zone von knapp 3 µg C l<sup>-1</sup> im Durchschnitt der Vegetationsperiode und die Artenzusammensetzung bestätigten den oligotrophen Charakter des Königssees. Ciliaten hatten im Königssee 1992 nicht die hohe Bedeutung, die ihnen z.B. im Bodensee zukommt. Sie waren zu keiner Zeit in der Lage, den Bestand ihrer potentiellen Nahrungspartikel zu kontrollieren. Bei einem Bestand von 17 Arten wurde die Biomassezusammensetzung zu beinahe 50 % von der Ordnung Oligotrichida, gefolgt von den Prostomatida und den Haptorida, geprägt.
- Die durchschnittliche Biomassekonzentration (knapp 1.5 µg C l<sup>-1</sup> in der euphotischen Zone) und die Artenzusammensetzung (etwa 20 Arten) der Rotatorien waren 1992 im Königssee gegenüber 1982–1983 nahezu unverändert. Wenige Arten (**Polyarthra vulgaris/dolichoptera**-Gruppe, **Kellicottia longispina**, **Keratella cochlearis**) dominierten (80–90 % der Biomasse) die Rotatoriengesellschaft. Auffällig war die äußerst geringe, aber auch historisch belegte, Abundanz großer, räuberischer Formen (**Asplanchna**). Der geschätzte Nahrungsbedarf der Rotatorien des Königssees lag noch weiter unter der Produktion ihrer potentiellen Nahrungsorganismen, als dies bei den Ciliaten der Fall war.
- Die Zusammensetzung der Crustaceen-Gesellschaft



und die wesentlichen Charakteristika der Crustaceen-Sukzession im Königssee waren 1992 gegenüber 1978–1980 und 1947–1949 unverändert. In den Sommermonaten dominierten Cladoceren (*Bosmina longispina*, *Daphnia hyalina* und *Ceriodaphnia quadrangula*), während Copepoden (*Cyclops abyssorum* und *Arctodiaptomus alpinus*) in der kalten Jahreszeit vorherrschten. Aufgrund der hohen Biomassewerte (im Durchschnitt 60 % der Crustaceen) kann der Königssee weiterhin als „*Cyclops abyssorum*-See“ (SIEBECK, 1985) bezeichnet werden. Gegenüber älteren Untersuchungen deutet sich eine Verschiebung von calanoiden zu cyclopiden Copepoden an. Auffällig ist das Fehlen großer, räuberischer Formen. Während ihrer sommerlichen Maximalentwicklung lag der Nahrungsbedarf der Cladoceren in der selben Größenordnung wie die Produktion ihrer potentiellen Futterorganismen. Den Cladoceren, als wichtigsten herbivoren Organismen, nicht den Ciliaten oder Rotatorien, kommt somit eine Schlüsselstellung in der planktischen Biozönose zu.

- Die Gesamtbiomasse des Planktons der obersten 20 m lag 1992 mit durchschnittlich  $3,5 \pm 0,7 \text{ g C m}^{-2}$  im Königssee nur geringfügig unter den 1987–1991 im Bodensee vorliegenden Werten von  $4,0 \pm 0,2 \text{ g C m}^{-2}$ . Die meisten Organismengruppen (Bakterien, Phytoplankton, APP, Crustaceen) erreichten in beiden Gewässern nahezu identische Biomassewerte. Unterschiede ergaben sich vor allem für drei heterotrophe Gruppen: Rotatorien und Ciliaten erreichten im Bodensee vier bis sechs mal höhere Biomassewerte als im Königssee. HNF hatten im Königssee höhere „standing-stock“-Werte, dieser Unterschied bedarf weiterer Untersuchung, um die Biomasseberechnung der HNF zu verbessern.
- Die herbivoren Organismen wurden besonders in der kalten Jahreszeit bezüglich der Biomasse und der Produktivität durch Copepoden dominiert. Während der Hauptstagnationsphase und während der fortgesetzten Erosion der Thermokline dominierten Cladoceren. Ciliaten und Rotatorien waren allgemein von geringerer Bedeutung. Diese beiden Gruppen stellten zusammen meist weniger als ein Viertel der herbivoren Produktion und weniger als ein Zehntel der herbivoren Biomasse. Während des Übergangs von Copepoden- zu Cladocerendominanz erreichten Rotatorien und Ciliaten zur Zeit der sich aufbauenden thermischen Schichtung einen maximalen Produktionsanteil von 42 %, bei einem Biomasseanteil von knapp 10 % der herbivoren Organismen.
- Das Verhältnis von herbivoren zu autotrophen Organismen deutet darauf hin, daß während der Hauptstagnationsphase mehr als 100 % der autotrophen Produktion von herbivoren Organismen konsumiert wurden. Außerhalb dieser Zeit überstieg die autotrophe Produktion die der herbivoren Organismen deutlich. Cladoceren als wichtigste herbivore Organismen des Sommers nahmen so eine Schlüsselstellung bei der Kontrolle des Phytoplanktons ein. Der Grad, in dem das Phytoplankton von herbivoren Organismen kontrolliert wird, hängt zudem davon ab,

bis zu welchem Ausmaß der als omnivor bekannte *Cyclops abyssorum* sich herbivor ernährt.

- Die Sukzession der Planktonorganismen im Königssee entsprach 1992 in hohem Maße den Erwartungen, die das PEG-Modell für oligotrophe Gewässer formuliert. Die wenig scharf abgegrenzte Frühjahrsblüte des Phytoplanktons wurde neben kleinen zentrischen auch durch große Diatomeenarten geprägt. Ein deutliches Klarwasserstadium wurde nicht ausgebildet, der Rückgang des Frühjahrsmaximums leitete direkt in das sommerliche Phytoplanktonminimum über. Während der Frühjahrsblüte erreichten kleine herbivore Organismen (Ciliaten und Rotatorien) maximale Produktionsanteile, sie wurden im weiteren Verlauf zunehmend von größeren Formen (Cladoceren) abgelöst. Eine komplexe sommerliche Phytoplanktonzusammensetzung großer zumeist fraßresistenter Algenarten kennzeichnet meso- bis eutrophe Gewässer (vom Frühjahr zum Sommer Übergang von r- zu K-Strategen). Im Königssee wies auch das Sommer- und Herbstplankton hohe Anteile kleiner, gut freßbarer Algen auf. Ebenso wenig erfolgte innerhalb des Zooplanktons eine Verschiebung zu kleineren Formen. Mit dem Rückgang der thermischen Schichtung wurde ein herbistliches Nebenmaximum des Phytoplanktons ausgebildet. Zu dieser Zeit waren Biomasse und Produktivität der herbivoren Organismen rückläufig. Das kann daran liegen, daß die Produktivität des Phytoplanktons trotz hoher „standing-stock“-Werte gering war oder daran, daß die Herbivoren bei den nun vorherrschenden niedrigen Temperaturen keine hohe Fekundität mehr auszubilden vermochten. Das herbistliche und das winterliche herbivore Plankton war durch *Cyclops abyssorum* geprägt.
- Die für den Königssee aus P/B-Verhältnissen geschätzte Jahresproduktion des Planktons der euphotischen Zone lag 1992 mit  $178 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  etwa um die Hälfte unter der des Bodensees (1987–1991:  $329 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ). Die Produktion des Phytoplanktons machte in beiden Seen zwei Drittel der Gesamtproduktion aus (im Königssee  $103 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  zuzügl.  $17 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  für das APP). Die Phytoplanktonproduktion des Königssee war damit 1992 deutlich höher als 1978–1980 ( $77 \text{ g C m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ), der Königssee steht hiernach an der Grenze zur Mesotrophie.
- Das Biomasse-Größenspektrum des Königssees bildete ein Kontinuum im Größenbereich von Bakterien bis Crustaceen. „Lücken im Spektrum“ (Bereiche ohne nachweisbare Biomasse) treten nicht auf. Dieser Trend setzt sich vermutlich bis zu den Raubfischen fort.
- Die Steigungen der normalisierten Biomasse-Größenspektren (der euphotischen Zone und der gesamten Wassersäule) waren 1992 im Durchschnitt der Vegetationsperiode nicht signifikant von -1 unterschieden. Die Biomassekonzentration war unabhängig von der Körpergröße. Trotz unterschiedlichem Trophiegrad waren die Biomasse-Größenspektren von Königssee und Bodensee im Durchschnitt der Vegetationsperiode nicht signifikant voneinander un-

terschieden. Ausgeprägte saisonale Änderungen der Steigung der Biomasse-Größenspektren, wie sie vom Bodensee bekannt sind, waren im Königssee nur tendenziell zu erkennen. Hierbei lagen die positivsten Steigungs-Werte im Herbst (Phase IV, abnehmende Schichtungsstabilität) und die negativsten im Frühjahr (Phase I und II) vor.

- Im Durchschnitt der Vegetationsperiode war die trophische Weitergabe-Effizienz im oligotrophen Königssee ( $K_1C=0.08$ ) deutlich geringer als im mesotrophen Bodensee ( $K_1C=0.21$ ). Beide Seen zeigten eine vom Frühjahr zum Sommer ansteigende trophische Weitergabe-Effizienz, aber während sich die Werte im Bodensee um einen Faktor sieben änderten, erfolgte im Königssee lediglich eine Verdopplung.
- Die zeitlichen Fluktuationen der („standing-stock“-) Biomasse nahmen mit zunehmendem systematischem Integrationsniveau ab. Der Variationskoeffizient (prozentualer Anteil der Standardabweichung am Mittelwert) der durchschnittlichen Gesamtbiomasse des Planktons lag 1992 bei 21 %, die entsprechenden Werte auf Artniveau bewegten sich zwischen 30 % und 400 %. Dieses Phänomen ist im nährstoffarmen Königssee deutlicher ausgeprägt als im vergleichsweise nährstoffreichen Bodensee. Wie auch das PEG-Modell besagt, ist ein oligotrophes, eher „bottom-up“-kontrolliertes Ökosystem durch kontinuierliche, wenig prägnante Änderungen der Biomassekonzentration gekennzeichnet; im Vergleich hierzu erscheinen die Änderungen in einem eutrophen, eher „top-down“-kontrolliertem Ökosystem dramatisch.

Insgesamt läßt sich sagen, daß der Königssee nach wie vor ein oligotrophes Gewässer ist, das aufgrund seiner orographisch und gesetzlich geschützten Lage im Nationalpark Berchtesgaden nahezu einmalige Möglichkeiten zur Erforschung des von anthropogenen Einflüssen weitgehend freien Urzustandes großer, präalpiner Gewässer bietet.

Als weitere Forschungsziele sollten, neben der weiteren Dokumentation der Populationsdynamik und Biomasseentwicklung, besonders der bisher nur einmal bearbeiteten Gruppen (Bakterien, APP, HNF und Ciliaten), nun direkte Produktionsmessungen vorgenommen werden. Die bisher vorliegenden Primärproduktionsmessungen von SIEBECK (1985) zeigen, daß die Produktivität des Phytoplanktons im Königssee nur etwa die Hälfte der Bodenseewerte ausmacht dies, obgleich die durchschnittliche Biomassekonzentration in beiden Seen nahezu identische ist. Solche Unterschiede der P/B-Werte sind auch für die anderen Organismengruppen anzunehmen. An anderen Seen gewonnene P/B-Verhältnisse sind nur ein Notbehelf und können direkte Messungen nicht ersetzen.

Ein weiterer Punkt, der interessante Forschungsergebnisse verspricht, ist der seit langem bekannte Sachverhalt, daß die euphotische Zone des Königssees sich über Epi- und Metalimnion hinaus bis in das Hypolimnion erstreckt. Diese Besonderheit des Königssees sollte Konsequenzen für die Nährstoffversorgung und das Sedimentationsverhalten haben. Zumindest während der Stagnationsphase sollte neben der zeitlichen auch eine hohe vertikale Auflösung angestrebt werden.



## 6 Literaturverzeichnis

- ADAM, G.; LÄUGER, P. & STARK, G. (1977): Physikalische Chemie und Biophysik. – Springer Verl.; Berlin, Heidelberg, NY; 465 pp.
- AHRENS, M.A. & PETERS, R.H. (1990): Patterns and limitations in limnoplankton size spectra. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **48**: 1967–1978.
- ALLEN, J.D. (1977): An analysis of seasonal dynamics of a mixed population of *Daphnia* and the associated cladoceran community. – *Freshwater Biology* **7**: 505–512.
- AMBLARD, C.; SIME-NGANDO, T.; RACHIQ, S. & BOURDIER, G. (1993): Importance of ciliated protozoa in relation to the bacterial and phytoplanktonic biomass in an oligo-mesotrophic lake, during the spring diatom bloom. – *Aquat. Sci.* **55**: 1–9.
- ANDERSEN, S.; JOHNSEN, G.H. & BORSHEIM, K.Y. (1989): Changes in seasonal successions of plankton in lake Kvernvatn, compared to the PEG-model. – *Arch. Hydrobiol.* **115**: 401–415.
- APEL, J.R. (1987): Principles of ocean physics. – *Internat. Geophys. Ser.* **38**; Acad. Press; London; 634 pp.
- ARNDT, H.; KROCKER, M.; NIXDORF, B. & KÖHLER, A. (1993): Long-term annual and seasonal changes of meta- and protozooplankton in Lake Müggelsee (Berlin): effects of eutrophication, grazing activities, and the impact of predation. – *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* **78**: 379–402.
- ARNDT, H. & MATHES, J. (1991): Large heterotrophic flagellates form a significant part of protozooplankton biomass in lakes and rivers. – *Ophelia* **33**: 225–234.
- ARNDT, H. & NIXDORF, B. (1991): Spring clear-water phase in a eutrophic lake: Control by herbivorous zooplankton enhanced by grazing on components of the microbial web. – *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **24**: 879–883.
- AZAM, F.; FENCHEL, T.; FIELD, J.E.; GRAY, J.S.; MEYERREIL, L.A. & THINGSTAD, F. (1983): The ecological role of water column microbes in the sea. – *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **10**: 257–263.
- BANSE, K. (1976): Rates of growth, respiration and photosynthesis of unicellular algae as related to cell size. A review. – *J. Phycol.* **12**: 135–140.
- BANSE, K. (1982): Cell volumes, maximal growth rates of unicellular algae and ciliates, and the role of ciliates in the marine pelagial. – *Limnol. Oceanogr.* **27**: 1059–1071.
- BARTHELMESS, D. (1981): Hydrobiologische Grundlagen der Binnenfischerei. VEB G. Fischer Verl.; Jena.
- BAYS, J.S. & CRISMAN, T.L. (1983): Zooplankton and trophic state relationship in Florida lakes. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **40**: 1813–1819.
- BEAVER, J.R. & CRISMAN, T.L. (1982): The trophic response of ciliated protozoans in freshwater lakes. – *Limnol. Oceanogr.* **27**: 246–253.
- BEAVER, J.R.; CRISMAN, T.L. & BIENERT, R.W. (1988): Distribution of planktonic ciliates in highly coloured subtropical lakes: comparison with clearwater ciliate communities and the contribution of myxotrophic taxa to total autotrophic biomass. – *Freshwater Biol.* **20**: 51–60.
- BEAVER, J.R. & CRISMAN, T.L. (1989 a): The role of ciliated protozoa in pelagic freshwater ecosystems. – *Microb. Ecol.* **17**: 111–136.
- BEAVER, J.R. & CRISMAN, T.L. (1989 b): Analysis of the community structure of planktonic ciliated protozoa relative to trophic state in Florida lakes. – *Hydrobiologia* **174**: 177–184.
- BENNET, S.J.; SANDERS, R.W. & PORTER, K.G. (1990): Heterotrophic, autotrophic, and mixotrophic nanoflagellates: Seasonal abundances and bacterivory in a eutrophic lake. – *Limnol. Oceanogr.* **35**: 1821–1832.
- BERZINS, B. & PEJLER, B. (1989): Rotifer occurrence in relation to temperature. – *Hydrobiologia* **175**: 223–231.
- BIKAR, K. (1986): Dauer der Eientwicklung von Planktoncrustaceen des Überlingersees (Bodensee) in Abhängigkeit von der saisonalen Variation der Umgebungstemperatur, der Adultgröße und des Eigewichts. – *Dipl. Thes. Universität Konstanz*, 119 pp.
- BIRD, D.F. & KALFF, J. (1986): Bacterial grazing by planktonic algae. – *Science* **231**: 493–495.
- BIRD, D.F. & KALFF, J. (1987): Algal phagotrophy: Regulating factors and importance relative to photosynthesis in *Dinobryon* (Chrysoophyceae). – *Limnol. Oceanogr.* **32**: 277–284.
- BIRGE, E.A. (1897): Plankton studies on Lake Mendota. II. The Crustacea from the plankton from July, 1894, to December, 1896. – *Trans. Wisconsin Acad. Sci. Arts Lett.* **11**: 274–448.
- BORGMANN, U. (1982): Particle-size-conversion efficiency and total animal production in pelagic ecosystem. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **39**: 668–674.
- BORGMANN, U. (1983): Effect of somatic growth and reproduction on biomass transfer up pelagic food webs as calculated from particle-size-conversion efficiency. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **40**: 2010–2018.
- BORGMANN, U. (1987): Models of the slope of and biomass flow up, the biomass size spectrum. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **44**/Suppl. **2**: 136–140.
- BORGMANN, U.; SHEAR, H. & MOORE, J. (1984): Zooplankton and potential fish production in Lake Ontario. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **41**: 1303–1309.
- BORGMANN, U. & WHITTLE, D.M. (1983): Particle-size-conversion efficiency and contaminant concentrations in Lake Ontario biota. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **40**: 328–336.
- BORSHEIM, K.Y. & BRATBAK, G. (1987): Cell volume to carbon conversion factors for a bacterivorous *Monas* sp. enriched from seawater. – *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **36**: 171–175.
- BOTTRELL, H.H.; DUNCAN, A.; GLIWICZ, Z.M.; GRYGIEREK, E.; HERZIG, A.; HILLBRICHT-ILKOWSKA, A.; KURASAWA, H.; LARSSON, P. & WEGLENSKA, T. (1976): A review of some problems in zooplankton production studies. – *Norw. J. Zool.* **24**: 419–456.
- BOUDREAU, P.R. & DICKIE, L.M. (1989): Biological model of fisheries production based on physiological and ecological scalings of body size. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **46**: 614–623.
- BREHM, V. (1906): Untersuchungen über das Zooplankton einiger Seen der nördlichen und östlichen Alpen. – *Verh. k.k. zoolog.-botan. Ges. Wien* **56**: 33–43.
- BREHM, V. & ZEDERBAUER, E. (1906): Beobachtungen über das Plankton in den Seen der Ostalpen. – *Arch. Hydrobiol.* **1**: 469–495.
- BRENDELBERGER, H. (1985): Filter mesh-size and retention efficiency for small particles: comparative studies with cladocera. – *Arch. Hyd. Beih. Ergeb. Limnol.* **21**: 135–146.

- FENCHEL, T. (1982b): Ecology of heterotrophic microflagellates. II. Bioenergetics and growth. – *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **8**: 225–231.
- FENCHEL, T. (1982c): Ecology of heterotrophic microflagellates. III. Adaptations to heterogeneous environments. – *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **8**: 25–33.
- FENCHEL, T. (1982d): Ecology of heterotrophic microflagellates. IV. Quantitative occurrence and importance as bacterial consumers. – *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **9**: 35–42.
- FENCHEL, T. (1986 a): Protozoan filter feeding. – *Progress in Protistology* **1**: 65–113.
- FENCHEL, T. (1986 b): The ecology of heterotrophic microflagellates. – *Adv. Microb. Ecol.* **9**: 57–97.
- FENCHEL, T. (1987): Ecology of protozoa. – Science Tech., Madison, WI and Springer, Berlin.
- FINLAY, B.J.; CLARKE, K.J.; COWLING, A.J.; HINDLE, R.M. & BERNINGER, U.-G. (1988): On the abundance and distribution of protozoa and their food in a productive freshwater pond. – *Europ. J. Protistol.* **23**: 205–217.
- FLÖSSNER, D. (1972): Krebstiere, Crustacea: Kiemen- und Blattfüßer, Branchiopoda; Fischläuse, Branchiura. – In: DAHL, M. & PEUS, F. (Hrsg.) *Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeressteile nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise.* – 60. Teil; G. Fischer Verl.; Jena; 501 pp.
- FOISSNER, W.; BERGER, H.; BLATTERER, H. & KOHMANN, F. (1995): Taxonomische und ökologische Revision der Ciliaten des Saprobiensystems. Band IV: Gymnostomatea, Loxodes, Suctoria. – *Informationsber. Bayer. Landesamt. Wasserwirtsch.* **1/95**: 540 pp.
- FOISSNER, W.; BERGER, H. & KOHMANN, F. (1992): Taxonomische und ökologische Revision der Ciliaten des Saprobiensystems. Band II: Peritrichia, Heterotrichida, Odonostomatida. – *Informationsber. Bayer. Landesamt. Wasserwirtsch.* **5/92**: 502 pp.
- FOISSNER, W.; BERGER, H. & KOHMANN, F. (1994): Taxonomische und ökologische Revision der Ciliaten des Saprobiensystems. Band III: Hymenostomata, Prostomatida, Nassulida. – *Informationsber. Bayer. Landesamt. Wasserwirtsch.* **1/94**: 548 pp.
- FOISSNER, W.; BLATTERER, H.; BERGER, H. & KOHMANN, F. (1991): Taxonomische und ökologische Revision der Ciliaten des Saprobiensystems. Band I: Cyrtophorida, Oligotrichida, Hypotrichia, Colpodea. – *Informationsber. Bayer. Landesamt. Wasserwirtsch.* **1/91**: 478 pp.
- FOISSNER, W.; OLEKSIV, I. & MÜLLER, H. (1990): Morphologie und Infraciliatur einiger Ciliaten (Protozoa: Ciliophora) aus stagnierenden Gewässern. – *Arch. Protistenkd.* **138**: 191–206.
- FRYER, G. (1957): The food of some freshwater cyclopoid copepods and its ecological significance. – *J. Animal Ecol.* **26**: 263–286.
- GAEDKE, U. (1992 a): The size distribution of plankton biomass in a large lake and its seasonal variability. – *Limnol. Oceanogr.* **37**: 1202–1220.
- GAEDKE, U. (1992 b): Identifying ecosystem properties: a case study using plankton biomass size distributions. – *Ecol. Model.* **63**: 277–298.
- GAEDKE, U. (1993): Ecosystem analysis based on biomass size distributions: A case study of a plankton community in a large lake. – *Limnol. Oceanogr.* **38**: 112–127.
- GAEDKE, U. (1995): A comparison of whole community and ecosystem approaches (biomass size distribution, food web analysis, network analysis, simulation models) to study the structure, function, and regulation of pelagic food webs. – *J. Plankton Res.* **17**: 1273–1305.
- GAEDKE, U. & STRAILE, D. (1994 a): Seasonal changes of the quantitative importance of protozoans in a large lake. A ecosystem approach using mass-balanced carbon flow diagrams. – *Mar. Ecol. Food Webs* **8**: 163–188.
- GAEDKE, U. & STRAILE, D. (1994 b): Seasonal changes of trophic transfer efficiencies in a plankton food web derived from biomass size distributions and network analysis. – *Ecol. Model.* **75/76**: 435–445.
- GANSS, O. (1979): *Geologie der Berchtesgadener und Reichenhaller Alpen.* – Verl. A. Plenk, Berchtesgaden, (3. Aufl. 1981), 152 pp.
- GASOL, J.M.; GUERRERO, R. & PEDROS-ALIO, C. (1991): Seasonal variations in size structure and prokaryotic dominance in sulfurous Lake Ciso. – *Limnol. Oceanogr.* **36**: 860–872.
- GATES, M.A. (1984): Quantitative importance of ciliates in the planktonic biomass of lake ecosystems. *Hydrobiologia* **108**: 233–238.
- GATES, M.A. & LEWIS, U.T. (1984): Contribution of ciliated protozoa to the planktonic biomass in a series of Ontario lakes: quantitative estimates and dynamical relationships. – *J. Plankton Res.* **6**: 443–456.
- GEISTBECK, A. (1885 a): Die südbayerischen und nordtirolischen Seen. – *Z. d. D. u. Ö. A.-V.* **16**: 334–354.
- GEISTBECK, A. (1885 b): *Die Seen der deutschen Alpen.* – Hrsg. v. Ver. f. Erdkunde zu Leipzig, Verl. Duncker u. Humblot, Leipzig.
- GELLER, W. (1991): Die Planktongemeinschaft als dynamisches System. – *Rundgespr. Kommis. Ökol. Bd. 2 „Ökologie der oberbayerischen Seen“*: 31–47.
- GELLER, W. (1992): The temperature stratification and related characteristics of Chilean lakes in midsummer. – *Aquat. Sci.* **54**: 37–57.
- GELLER, W.; BERBEROVIC, R.; GAEDKE, U.; MÜLLER, H.; PAULI, H.-R.; TILZER, M.M. & WEISSE, T. (1991): Relations among the components of autotrophic and heterotrophic plankton during the seasonal cycle 1987 in Lake Constance. – *Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. Verh.* **24**: 831–836.
- GELLER, W. & MÜLLER, H. (1981): The filtration apparatus of cladocera: Filter mesh-sizes and their implications on food selectivity. – *Oecologia* **49**: 316–321.
- GELLER, W. & MÜLLER, H. (1985): Seasonal variability in the relationship between body length and individual dry weight as related to food abundance and clutch size in two coexisting Daphnia species. – *J. Plankton Res.* **7**: 1–18.
- GERSTMEIER, R. (1985): *Nahrungsökologische Untersuchungen an Fischen im Nationalpark Berchtesgaden.* – *Arch. Hydrobiol./Suppl.* **72**: 237–286.
- GERSTMEIER, R. (1990): *Die quantitative Erfassung benthalear Chironomiden (Diptera) des Königssees. Nahrungsökologische Untersuchungen an Fischen im Nationalpark Berchtesgaden.* – *Forschungsberichte* **23**, Nationalparkverwaltung Berchtesgaden (Hrsg.): 5–68.
- GESSNER, F. (1944): Chlorophyllgehalt der Seen als Ausdruck ihrer Produktivität. – *Arch. Hydrobiol.* **40**: 687–732.



- GESSNER, F. (1948): The vertical distribution of phytoplankton and the thermocline. – *Ecology* **29**: 386–389.
- GESSNER, F. (1950): Das Phytoplankton der Seen Oberbayerns in seiner quantitativen Entfaltung. – *Ber. Bayer. Bot. Ges.* **28**: 180–194.
- GIFFORD, D.J. (1985): Laboratory culture of marine planktonic oligotrichs (Ciliophora, Oligotrichida). – *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **23**: 257–267.
- GILBERT, J.J. & BOGDAN, K.G. (1984): Rotifer grazing; In situ studies on selectivity and rates. – p. 97–133 in: MEYERS, D.G. & STRICKLER, R. (Hrsg.): Trophic interactions within aquatic ecosystems. – *Am. Ass. Advan. Sci. Selec. Symp.* **85**; Westview Press, Boulder, Colorado.
- GLIWICZ, Z.M. & SIEDLAR, E. (1980): Food size limitation and algae interfering with food collection in *Daphnia*. – *Arch. Hydrobiol.* **88**: 155–177.
- GOPHEN, M. & GELLER, W. (1984): Filter mesh size and food particle uptake by *Daphnia*. *Oecologia* **64**: 408–412.
- GORHAM, E. (1964): Morphometric control of annual heat budgets in temperate lakes. – *Limnol. Oceanogr.* **9**: 525–529.
- GRIMMINGER, H. (1987): Verzeichnis der Seen in Bayern. – Hrsg. Bayer. Landesamt f. Wasserwirt. 2. Aufl. (1. Aufl. 1982), 2 Bd., München.
- GÜDE, H. (1986): Loss processes influencing growth of planktonic bacterial populations in Lake Constance. – *J. Plankton Res.* **8**: 795–810.
- GÜDE, H. (1988): Direct and indirect influences of crustacean zooplankton on bacterioplankton of Lake Constance. – *Hydrobiologia* **159**: 63–73.
- GÜDE, H. (1990 a): Bacterial production and the flow of organic matter in Lake Constance. – In: M.M. TILZER & C. SERRUYA (Hrsg.): Large lakes – ecological structure and function. Brock/Springer; Berlin; 489–502 pp.
- GÜDE, H. (1990 b): Bacterial net production approaching zero – a frequent phenomenon in pelagic environments? – *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* **34**: 165–169.
- HALBFASS, W. (1903): Die Morphometrie der europäischen Seen. – *Z. d. Ges. f. Erdkunde zu Berlin* **8**: 592–623.
- HANEY, J.F. & HALL, D.J. (1973): Sugar-coated *Daphnia*: A preservation technique for Cladocera. – *Limnol. Oceanogr.* **18**: 331–333.
- HASLAUER, J. (1979): Chemische Untersuchung des Fuschl-sees im Jahr 1978 und Nährstoff-Frachtberechnungen. – *Arb. Lab. Weyregg* **3**: 53–67.
- HASLAUER, J. (1980): Limnochemische Untersuchungen am Fuschlsee 1979. – *Arb. Lab. Weyregg* **4**: 43–62.
- HASLAUER, J. (1981): Zur Nährstoffbudgetierung im Fuschlsee und seinem Einzugsgebiet 1980. – *Arb. Lab. Weyregg* **5**: 56–82.
- HASLAUER, J. (1982): Ein Beitrag zur Nährstoffchemie des Fuschlsee 1981. – *Arb. Lab. Weyregg* **6**: 84–97.
- HECHT, W.; FÖRSTER, M. & PIRCHNER, F. (1992): Ökologisch-genetische Untersuchungen am Seesaibling (*Salvelinus alpinus*) im Königssee, Obersee und Grünsee im Nationalpark Berchtesgaden. – *Forschungsberichte* **24**, Nationalparkverwaltung Berchtesgaden (Hrsg.): 9–62.
- HECKY, R.E.; FEE, E.J.; KLING, H. & RUDD, J.W. (1978): Studies on the planktonic ecology of Lake Tanganyika. – *Can. Fish. Mar. Serv. Tech. Rep.* **816**: 1–51.
- HERZIG, A. (1983): Comparative studies on the relationship between temperature and duration of embryonic development of rotifers. – *Hydrobiologia* **104**: 237–246.
- HESSEN, D.O. (1985): Filtering structures and particle size selection in coexisting Cladocera. *Oecologia* **66**: 368–372.
- HILLBRICHT-ILKOWSKA, A. (1977): Trophic relations and energy flow in pelagic plankton. – *Pol. ecol. Stud.* **3**: 3–98.
- HODKIN, E.P. & RIPPINGALE (1971): Interspecies conflict in estuarine copepods. – *Limnol. Oceanogr.* **16**: 573–576.
- HOFER, B. (1896): Die Verbreitung der Tierwelt im Bodensee. – *Schriften d. Ver. f. Geschichte d. Bodensees u. seiner Umgebung, Bodenseeforschungen X. Abschn.*; Lindau i.B..
- HOFFMANN, R. & SCHEINERT, P. (1992): Untersuchungen zum Gesundheitsstatus der Fische im Königssee. – *Forschungsberichte* **24**, Nationalparkverwaltung Berchtesgaden (Hrsg.): 63–114.
- HOLM, N.P.; GANF, G.G. & SHAPIRO, J. (1983): Feeding and assimilation rates of *Daphnia pulex* fed *Aphanizomenon flos-aquae*. – *Limnol. Oceanogr.* **28**: 677–687.
- HUMBOLDT, A. v. (1814–1825): Relation historique du Voyage aux Régions équinoxiales du Nouveau Continent. – Neudr. mit Einf. und Register versehen von Hanno Beck. 3 Bd. (Brockhaus) Stutt. 1970=Quellen u. Forschungen zur Geschichte der Geographie u. d. Reisen hrsg. v. Hanno Beck. **8**: 20 (Bd. 2).
- HUTCHINSON, G.E. (1957): A treatise on limnology. – Vol. 1: Geography, physics, and chemistry. – Wiley, New York, 1015 pp.
- IDSO, S.B. (1973): On the concept of lake stability. – *Limnol. Oceanogr.* **18**: 681–683.
- IMHOF, O. Em. (1887): Über die microscopische Tierwelt hochalpiner Seen (600–2780 m ü.M.). – *Zoologischer Anzeiger X.*, No. 241, S. 13–17; No. 242, S. 33–42; Leipzig.
- INFANTE, A. (1973): Untersuchungen über die Ausnutzbarkeit verschiedener Algen durch das Zooplankton. – *Arch. Hydrobiol. Suppl.* **42**: 340–405.
- JARVIS, A.C. (1986): Zooplankton community grazing in a hypertrophic lake (Hartbeespoort Dam, South Africa). – *J. Plankton Res.* **8**: 1065–1087.
- JOHNSON, M.; EATON, J.S. & RICHEY, J.E. (1978): Analysis of five North American lake ecosystems – II. Thermal energy and mechanical stability. – *Verh. Internat. Ver. Limnol.* **20**: 562–567.
- JOINT, I.R. (1991): The allometric determination of pelagic production rates. – *J. Plankton Res./ Suppl.* **13**: 69–81.
- JOINT, I.R. & POMROY, A.J. (1988): Allometric estimation of the productivity of phytoplankton assemblages. – *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **47**: 161–168.
- JOLLY v. (1862): Bathometer und graphische Thermometer. – *Sitz.-Ber. d. königl. Bayer. Akad. d. Wiss.* **2**: 248–279.
- JONSSON, P.R. (1986): Particle size selection, feeding rates and growth dynamics of marine planktonic oligotrichous ciliates (Ciliophora: Oligotrichina). – *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **33**: 265–277.
- JONSSON, P.R. & TISELIUS, P. (1990): Feeding behaviour, prey detection and capture efficiency of the copepod *Arctia tonsa* feeding on planktonic ciliates. – *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **60**: 35–44.
- JÜRGENS, K. & GÜDE, H. (1991): Seasonal changes in the grazing impact of phagotrophic flagellates on bacteria in Lake Constance. – *Mar. Microb. Food Webs* **5**: 27–37.

- KERR, S.R. (1974): Theory of size distribution in ecological communities. – *J. Fish. Res. Bd. Canada* **31**: 1859–1862.
- KERSTING, K. (1983): Direct determination of the „threshold food concentration“ for *Daphnia magna*. – *Arch. Hydrobiol.* **96**: 510–514.
- KIEFER, F. (1971): Revision der Bacillifer-Gruppe der Gattung *Arctodiaptomus* Kiefer (Crustacea Copepoda: Calanoida). – *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* **27**: 113–267.
- KLAPPER, H. & KOSCHEL, R. (1985): Lake Stechlin area and society. – In: CASPER, S.J. (Hrsg.): *Lake Stechlin – A temperate oligotrophic lake*. – *Monographiae Biologicae* **58**: 455–483.
- KLEIN, M. (1990): Fischereibiologische Untersuchungen an Fischbeständen des Königssees, Obersees und Grünsees im Nationalpark Berchtesgaden. – *Forschungsberichte* **21**, Nationalparkverwaltung Berchtesgaden (Hrsg.): 5–67.
- KLING, G.W. (1988): Comparative transparency, depth of mixing, and stability of stratification in lakes of Cameroon, West Africa. – *Limnol. Oceanogr.* **33**: 27–40.
- KNISELY, K. & GELLER, W. (1986): Selective feeding of four zooplankton species on natural lake phytoplankton. – *Oecologia* **69**: 86–94.
- KOEHL, M.A.R. (1984): Mechanisms of particle capture by copepods at low Reynolds numbers: Possible modes of selective feeding. – In: MEYERS, D.G. & STRICKLER, J.R. (Hrsg.): *Trophic interactions within aquatic ecosystems, AAAS selected symposium 85*, Westview Press, Boulder, Colorado: 135–166.
- KOESTLER, A. (1967): The ghost in the machine. – New York. Zit. nach der deutschen Ausgabe: *Das Gespenst in der Maschine*. F. Molden Verl., Wien München Zürich, 2. Aufl., 1968.
- KOESTLER, A. (1970): Jenseits von Atomismus und Holismus – Der Begriff des Holons. – In: A. KOESTLER & J.R. SMYTHIES (Hrsg.): *Das neue Menschenbild. Die Revolutionierung der Wissenschaft vom Leben*. – Wien.
- KOESTLER, A. (1978): *Janus; a summing up*. – Hutchingson & Co., London. Zit. nach der deutschen Ausgabe: *Der Mensch – Irrläufer der Evolution*. Fischer Verl., Frankfurt a.M., 1989.
- KÖHLER, H. A. (1980): *Alpenpark und Nationalpark Berchtesgaden*. – 2. Aufl.; Pannonia Verl., Freilassing.
- KOSCHEL, R. (1985): The primary production of the phytoplankton. – In: CASPER, S.J. (Hrsg.): *Lake Stechlin – A temperate oligotrophic lake*. – *Monographiae Biologicae* **58**: 287–314.
- KOSTE, W. (1978 a): *Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas*. 1. Textband. Gebr. Bornträger, Berlin, Stuttgart, 673 pp.
- KOSTE, W. (1978 b): *Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas*. 2. Tafelband. Gebr. Bornträger, Berlin, Stuttgart, 234 Tafeln.
- KOTS, H. & MOOG, O. (1981): Die Phytoplanktonentwicklung im Attersee 1980. – *Arb. Lab. Weyregg* **5**: 148–155.
- KÜMMERLIN, R. & BÜRGI, H.-R. (1989): Die langjährige Entwicklung des Phytoplanktons im Bodensee. – *Ber. Int. Gewässerschutzkomm. Bodensee* **39**: 175 pp.
- LAIR, N. & AYADI, H. (1989): The seasonal succession of planktonic events in Lake Aydat, France. A comparison with the PEG model. – *Arch. Hydrobiol.* **115**: 589–602.
- LAIR, N.; LEVEILLE, J.-C.; REYES-MARCHANT, P. & TALEB, H. (1994): The feeding of a larval fish, *Lebistes reticulatus*, on ciliates and rotifers. – *Mar. Microb. Food Webs* **8**: 337–346.
- LAMPERT, W. (1978): A field study on the dependence of the fecundity of *Daphnia* on food concentration. – *Oecologia* **36**: 363–369.
- LAMPERT, W. (1977): Studies on the carbon balance of *Daphnia pulex* De Geer as related to environmental conditions. IV. Determination of the „threshold“ concentration as a factor controlling the abundance of zooplankton species. – *Arch. Hydrobiol. Suppl.* **48**: 361–368.
- LAMPERT, W. (1981): Inhibitory and toxic effects of blue-green algae on *Daphnia*. – *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* **66**: 285–298.
- LAMPERT, W. & SCHÖBER, U. (1978): Das regelmäßige Auftreten von Frühjahrs-Algenmaximum und „Klarwasserstadium“ im Bodensee als Folge von klimatischen Bedingungen und Wechselwirkungen zwischen Phyto- und Zooplankton. – *Arch. Hydrobiol.* **82**: 364–386.
- LAMPERT, W. & SOMMER, U. (1993): *Limnoökologie*. – Thieme Verl., Stuttgart, 440 pp.
- LANGENSCHIEDT, E. (1994): *Geologie der Berchtesgadener Berge*. – Verl. Berchtesgadener Anzeiger, Berchtesgaden; 160 pp.
- LATJA, R. & SALONEN, K. (1978): Carbon analysis for the determination of individual biomasses of planktonic animals. – *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **20**: 2556–2560.
- LAXHUBER, R. (1987): Abundance and distribution of pelagic rotifers in a cold, deep oligotrophic alpine lake (Königssee). – *Hydrobiologia* **147**: 189–196.
- LAYBOURN-PARRY, J.; OLVER, J. & REES, S. (1990 a): The hypolimnetic protozoan plankton in a eutrophic lake. – *Hydrobiologia* **203**: 111–119.
- LAYBOURN-PARRY, J.; OLVER, J.; ROGERSON, A. & DUVERGE, P.L. (1990 b): The temporal and spatial patterns of protozooplankton abundance in a eutrophic temperate lake. – *Hydrobiologia* **203**: 99–110.
- LEBLING, C. (1920): Die geologischen Verhältnisse der Berge um den Königssee. – *Bl. f. Naturschutz*, München.
- LEBLING, C.; HABER, G.; HOFFMANN, E.; KÜHNEL, J. & WIRTH, E. (1935): Geologische Verhältnisse des Gebietes um den Königssee. – *Abh. d. geol. Landesuntersuchung am Bayer. Oberbergamt*, H. 20, S. 1–46; München.
- LEHMANN, R. (1983): Untersuchungen zur Sedimentation in einem oligotrophen Alpensee (Königssee) während der sommerlichen Schichtung. – *Arch. Hydrobiol.* **96**: 486–495.
- LOZAN, J.L. (1992): *Angewandte Statistik für Naturwissenschaftler*. – Verl. P.Parey, Berlin u. Hamb., 237 pp.
- MAY, L. (1980): Studies on the grazing rate of *Notholca squamula* Müller on *Asterionella formosa* Hass. at different temperatures. – *Hydrobiologia* **73**: 79–81.
- MEISTER, G. (1976): *Nationalpark Berchtesgaden. Begegnung mit dem Naturparadies am Königssee*. – Kindler Verl. München, 151 pp.
- MELZER, A. (1994): Möglichkeiten einer Bioindikation durch submerse Makrophyten – Beispiele aus Bayern. – *Beitr. z. angew. Gewässerökol. Norddeutschl.* **1**: 92–102.
- MELZER, A.; MARKL, A. & MARKL, J. (1981): Die submerse Makrophytenvegetation des Königssees in ihrer quantitativen Verbreitung. – *Ber. Bayer. Bot. Ges.* **52**: 99–107.



- MINNS, C.K.; MILLARD, E.S. & COOLEY, J.M. (1987): Production and biomass size spectra in the Bay of Quinte, a eutrophic ecosystem. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **44** (Suppl. 2): 148–155.
- MIRACLE, M.R. & SERRA, M. (1989): Salinity and temperature influence in rotifer life history characteristics. – *Hydrobiologia* **186/187**: 81–102.
- MOLONEY, C.L. & FIELD, J.G. (1989): General allometric equations for rates of nutrient uptake, ingestion, and respiration in plankton organisms. – *Limnol. Oceanogr.* **34**: 1290–1299.
- MONTAGNES, D.J.S.; LYNN, D.H.; ROFF, J.C. & TAYLOR, W.D. (1988): The annual cycle of heterotrophic planktonic ciliates in the water surrounding the Isles of Shoals, Gulf of Maine: An assessment of their trophic role. – *Mar. Biol.* **99**: 21–30.
- MOOG, O. (1980): Die Phytoplanktonentwicklung im Attersee 1979 und die Diatommeen-Kieselsäure Beziehung. – *Arb. Lab. Weyregg* **4**: 173–193.
- MOOG, O. (1982 a): Nährstoffbilanz 1981 und trophische Charakterisierung Von Fuschlsee, Irrsee, Mondsee und Attersee. – *Arb. Lab. Weyregg* **6**: 3–16.
- MOOG, O. (1982 b): Jahresgang von Phytoplankton und Chlorophyll a im Attersee 1981. – *Arb. Lab. Weyregg* **6**: 134–140.
- MUCK, P. & LAMPERT, W. (1980): Feeding of freshwater filter-feeders at very low food concentrations: Poor evidence for „threshold feeding“ and „optimal foraging“ in *Daphnia longispina* and *Eudiaptomus gracilis*. – *J. Plankton Res.* **2**: 367–379.
- MUCK, P. & LAMPERT, W. (1984): An experimental study on the importance of food conditions for the relative abundance of calanoid copepods and cladocerans. – *Arch. Hydrobiol.* **2** (Suppl. **66**): 157–179.
- MÜLLER, F. (1992): Hierarchical approaches to ecosystem theory. – *Ecol. Model.* **63**: 215–242.
- MÜLLER, G. (1979): Das Phytoplankton des Attersees. – *Arb. Lab. Weyregg* **3**: 153–164.
- MÜLLER, H. (1989): The relative importance of different ciliate taxa in the pelagic food web of Lake Constance. – *Microb. Ecol.* **18**: 261–273.
- MÜLLER, H. (1991): *Pseudobalanion planctonicum* (Ciliophora, Prostomatida): ecological significance of an algivorous nanociliate in a deep mesoeutrophic lake. – *J. Plankton Res.* **13**: 247–262.
- MÜLLER, H. & GELLER, W. (1993): Maximum growth rates of aquatic ciliated protozoa: the dependence of body size and temperature reconsidered. – *Arch. Hydrobiol.* **126**: 315–327.
- MÜLLER, H.; GELLER, W. & SCHÖNE, A. (1991a): Pelagic ciliates in Lake Constance: A comparison of epilimnion and hypolimnion. – *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **24**: 846–849.
- MÜLLER, H.; SCHÖNE, A.; PINTO-COELHO, R.M.; SCHWEIZER, A. & WEISSE, T. (1991 b): Seasonal succession of ciliates in Lake Constance. – *Microb. Ecol.* **21**: 119–138.
- NAUWERCK, A. (1988): Veränderungen im Zooplankton des Mondsees 1943–1988. – *Ber. Nat.-Med. Ver. Salzburg* **9**: 101–133.
- NEGELE, R.-D.; LEUNER, E.; BOHL, E. & LEYRER, R. (1990): Ökoparasitologische Untersuchungen an Fischen des Königssees, Obersees und Grünsees. – *Forschungsberichte* **21**, Nationalparkverwaltung Berchtesgaden (Hrsg.): 69–123.
- NEUHUBER, F.; BROSSMANN, H. & ZAHRADNIK, P. (1980): Chemische Untersuchungen des Attersees 1979. – *Arb. Lab. Weyregg* **4**: 153–172.
- NIVAL, P. & NIVAL, S. (1976): Particle retention efficiencies of a herbivorous copepod, *Acartia clausi* (adult and copepodite stages): effect on grazing. – *Limnol. Oceanogr.* **21**: 24–38.
- NIXDORF, B. & ARNDT, H. (1993): Seasonal changes in the plankton dynamics of a eutrophic lake including the microbial food web. – *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* **78**: 403–410.
- NOE, H. (1865): Bayerisches Seebuch, Naturansichten und Lebensbilder von den bayerischen Hochlandseen. – *Verl. d. I. Lindauer'schen Buchhandl., München*.
- PACE, M.L. (1982): Planktonic ciliates: their distribution, abundance, and relationship to microbial resources in a monomictic lake. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **39**: 1106–1116.
- PACE, M.L. (1986): An empirical analysis of zooplankton community size structure across lake trophic gradients. – *Limnol. Oceanogr.* **31**: 45–55.
- PAFFENHÖFER, G.-A. (1984): Calanoid copepod feeding: Grazing on small and large particles. – In: MEYERS, D.G. & STRICKLER, J.R. (Hrsg.): Trophic interactions within aquatic ecosystems, AAAS selected symposium **85**, Westview Press, Boulder, Colorado: 75–95.
- PAULI, H.-R. (1989): A new method to estimate individual dry weights of rotifers. – *Hydrobiologia* **186/187**: 355–361.
- PAULI, H.-R. (1990): Seasonal succession of rotifers in large lakes. – In: M.M. TILZER & C. SERRUYA (Hrsg.): Large lakes – ecological structure and function. Brock/Springer, Berlin pp. 459–474.
- PAULI, H.-R. (1991): Estimates of rotifer productivity in Lake Constance: A comparison of methods. – *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **24**: 850–853.
- PENCK, A. (1883): Die Alpenseen. – In: *Aus allen Welttheilen (Illustriertes Familienblatt für Länder- und Völkerkunde)* **13**: 353–358.
- PENCK, A. (1898): Friedrich Simony. Leben und Wirken eines Alpenforschers. Ein Beitrag zur Geschichte der Geographie in Österreich (mit Karte des Königssees und Obersees 1:50 000). – *Geogr. Abhandlungen*, Hrsg. A. Penck, Bd. **VI** (3): 1–116.
- PENCK, A. & RICHTER, E. (1885): Das Land Berchtesgaden. – *Z. d. D. u. Ö. A.-V.* **16**: 217–298.
- PETERS, R.H. (1983 a): Size structure of the plankton community along the trophic gradient of Lake Memphremagog. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **40**: 1770–1778.
- PETERS, R.H. (1983 b): The ecological implications of body size. – *Cambridge Univ. Press, Camb.*, pp. 329.
- PETZOLDT, A. (1843): Beiträge zur Geognosie von Tyrol. – *Verl.-Buchhandl. J.J. Weber, Leipzig*.
- PEUCKER, K. (1896): Europäische Seen nach Meereshöhe, Größe und Tiefe. – *Geogr. Zeitschr.* **2**: 606–616.
- PLATT, T. (1985): Structure of the marine ecosystem: Its allometric basis. – *Can. Bull. Fish. Aquat.* **213**: 55–64.
- PLATT, T. & DENMANN, K. (1977): Organisation in the pelagic ecosystem. – *Helgoländer wiss. Meeresunters.* **30**: 575–581.

- PLATT, T. & DENMANN, K. (1978): The structure of pelagic marine ecosystems. – *Rapp. P.-V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer.* **173**: 60–65.
- PLATT, T. & SILVERT, W. (1981): Ecology, physiology, allometry and dimensionality. – *J. theor. Biol.* **93**: 855–860.
- POMEROY, L.A. (1984): Significance of microorganisms in carbon and energy flow in marine ecosystems. – In: KLUG, M.J. & REDDY, C.A. (Hrsg.): *Current perspectives in microbial ecology.*, Am. Soc. Microbiol. Washington: 405–411.
- PORTER, K.G. & FEIG, Y.S. (1980): The use of DAPI for identifying and counting aquatic micro-flora. – *Limnol. Oceanogr.* **25**: 943–948.
- PORTER, K.G.; PAERL, H.; HODSON, R.; PACE, M.; PRISCU, J.; RIEMANN, B.; SCAVIA, D. & STOCKNER, J. (1988): Microbial interactions in lake food webs. – pp. 209–227 in: CARPENTER, S.R. (Hrsg.): *Complex interactions in lake communities.* Springer Verl. New York; 283 pp.
- PORTER, K.G.; SHERR, E.B.; SHERR, B.F.; PACE, M. & SANDERS, R.W. (1985): Protozoa in planktonic food webs. – *J. Protozool.* **32**: 409–415.
- POURRIOT, R. (1977): Food and feeding habits of rotifera. – *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergeb. Limnol.* **8**: 243–260.
- PRICE, H.J. (1988): Feeding mechanisms in marine and freshwater zooplankton. – *Bull. Mar. Sci.* **43**: 327–343.
- PROFT, G. & RONNEBERGER, D. (1987): Größenverteilung von pelagischen Partikeln und POC in Seen in ihrer Bedeutung für die Hypothese der „linearen Biomasse“. – *Limnologica* **18**: 365–379.
- PUCHSTEIN, H. (1886): Die mittlere Tiefe und das Volumen der Seen der deutschen Alpen. – *Z. Ver. Geogr. Univ. Wien* **12**: 18–20
- PUM, M. (1980): Das Phytoplankton des Fuschlsees 1979. – *Arb. Lab. Weyregg* **4**: 63–73.
- PUM, M. (1981): Zur Phytoplanktonentwicklung des Fuschl-sees 1980 und ein Vergleich zu 1979. – *Arb. Lab. Weyregg* **5**: 83–95.
- PUM, M. (1982): Die Phytoplanktonentwicklung im Fuschl-sees 1981. – *Arb. Lab. Weyregg* **6**: 98–112.
- RETTENBECK, H. (1992): Die Entwicklung der Fischfauna im Königssee. – *Forschungsberichte* **24**, Nationalparkverwaltung Berchtesgaden (Hrsg.): 115–154.
- RICHTER, E. (1897): Seestudien – Erläuterungen zur zweiten Lieferung des Atlas der Österreichischen Alpenseen. – *Geogr. Abhandlungen*, Hrsg. A. Penck, Bd. **VI** (2): 1–71.
- RIEDEL, A. v. (1806): *Strom- und Seeatlas von Bayern.* 2 Bd.; München.
- RIGLER, F.H.; McCALLUM, M.E. & ROFF, J. (1974): Production of zooplankton in Char Lake. – *J. Fish. Res. Board Can.* **31**: 637–646.
- RIPPKA, R. (1988): Recognition and identification of cyanobacteria. – *Methods Enzymol.* **167**: 28–67.
- ROCHA, O. & DUNCAN, A. (1985): The relationship between cell carbon and cell volume in freshwater algal species used in zooplanktonic studies. – *J. Plankton Res.* **7**: 279–294.
- RODRIGUEZ, J.; ECHEVARRIA, F. & JIMENEZ-GOMEZ, F. (1990): Physiological and ecological scalings of body size in an oligotrophic, high mountain lake (La Caldera, Sierra Nevada, Spain). – *J. Plankton Res.* **12**: 593–599.
- RODRIGUEZ, J.; JIMENEZ F.; BAUTISTA, B. & RODRIGUEZ, V. (1987): Plankton biomass spectra dynamics during a winter production pulse in Mediterranean coastal waters. – *J. Plankton Res.* **9**: 1183–1194.
- RODRIGUEZ, J. & MULLIN, M.M. (1986 a): Relation between biomass and body weight of plankton in a steady state oceanic ecosystem. – *Limnol. Oceanogr.* **31**: 361–370.
- RODRIGUEZ, J. & MULLIN, M.M. (1986 b): Diel and interannual variation of size distribution of oceanic zooplanktonic biomass. – *Ecology* **67**: 215–222.
- RUTTNER-KOLLISKO, A. (1972): Rotatoria. In: ELSTER, H.-J. & OHLE, W. (Hrsg.), *Die Binnengewässer*, Bd. **26**, *Das Zooplankton der Binnengewässer*. 1. Teil. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhand., Stuttgart: 99–234.
- RUTTNER-KOLLISKO, A. (1977): Suggestions for biomass calculation of plankton rotifers. – *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* **8**: 71–76.
- SALBRECHTER, M. & ARNDT, H. (1994): The annual cycle of protozooplankton in the alpine, mesotrophic Lake Mondsee (Austria). – *Mar. Microb. Food Webs* **8**: 217–234.
- SANDERS, R.W. & WICKHAM, S.A. (1993): Planktonic protozoa and metazoa: predation, food quality and population control. – *Mar. Microb. Food Webs* **7**: 197–223.
- SCHINDLER, O. (1950): Der Königssee als Lebensraum. Erste Mitteilungen über die bisherigen Ergebnisse. – *Ver. Zool. Staats. München* **1**: 97–129.
- SCHLOTT-IDL, K. (1984 a): Qualitative und quantitative Untersuchungen der pelagischen Ciliaten des Piburger Sees (Tirol, Österreich). – *Limnologica* **15**: 43–54.
- SCHLOTT-IDL, K. (1984 b): Die räumliche und zeitliche Verteilung der pelagischen Ciliaten im Lunzer Untersee 1981/82. – *Arch. Hydrobiol.* **101**: 179–187.
- SCHMIDT-HALEWICZ, S. (1995): Bedeutung des mikrobiellen Nahrungsnetzes und des Zooplanktons im nährstoffarmen Stausee unter Berücksichtigung von Trophieänderung und Versauerung. – *Diss. Albert-Ludwigs-Universität Freiburg i.Br.*; 243 pp.
- SCHRÖTER, C. & KIRCHNER, O. (1896): Die Vegetation des Bodensees. – *Schriften d. Ver. f. Geschichte d. Bodensees u. seiner Umgebung*, Bodenseeforschungen IX. Abschn., Lindau i.B. (Fußnote S. 24–25).
- SCHWAGER, A. (1897): Hydrochemische Untersuchungen oberbayerischer Seen. – *Geognostische Jahreshefte*; München **10**: 50–80.
- SCHWARZ, K. (1979): Das Phytoplankton des Mondsees 1978. – *Arb. Lab. Weyregg* **3**: 83–92.
- SCHWARZ, K. (1981): Das Phytoplankton des Mondsees 1980. – *Arb. Lab. Weyregg* **5**: 110–118.
- SCHWINGHAMER, P. (1985): Observations on size-structure and pelagic coupling of some shelf and abyssal benthic communities. – In: GIBBS, P.E. (Hrsg.): *Proceedings of the nineteenth European Marine Biology Symposium*. Cambridge University Press, Cambridge, 347–359.
- SCHWOERBEL, J. (1986): *Methoden der Hydrobiologie, Süßwasserbiologie*. 3. Aufl.; Stuttgart.
- SHELDON, R.W. & PARSONS, T.R. (1967): A continuous size spectrum for particulate matter in the sea. – *J. Fish. Res. Bd. Canada* **24**: 909–915.
- SHELDON, R.W.; PRAKASH, A. & SUTCLIFFE, W.H. (1972): The size distribution of particles in the ocean. – *Limnol. Oceanogr.* **17**: 327–340.



- SHELDON, R.W.; SUTCLIFFE, W.H. & PARANJAPPE, M.A. (1977): Structure of pelagic food chains and relationship between plankton and fish production. – *J. Fish Res. Bd. Can.* **34**: 2344–2353.
- SHELDON, R.W.; SUTCLIFFE, W.H. & PRAKASH, A. (1973): The production of particles in the surface waters of the ocean with particular reference to the Saragasso Sea. – *Limnol. Oceanogr.* **18**: 719–733.
- SHERR, B.F. & SHERR, E.B. (1984): Role of heterotrophic protozoa in carbon and energy flow in aquatic ecosystems. p. 412–423. In: KLUG, M.J. & REDDY, C.A. (Hrsg.): *Current perspectives in microbial ecology.*, Am. Soc. Microbiol.,
- SHERR, B.F. & SHERR, E.B. (1989): Trophic impacts phagotrophic protozoa in pelagic food webs. – In: HATTORI, T.; ISHIDA, Y.; MARUYAMA, Y.; MORITA, R.Y. & UCHIDA, A. (Hrsg.): *Recent advances in microbial ecology.* Japan Sci. Soc. Press, Tokyo, 388–393.
- SHERR, E.B. & SHERR, B.F. (1987): High rates of consumption of bacteria by pelagic ciliates. – *Nature* **325**: 710–711.
- SHERR, E.B. & SHERR, B.F. (1988): Role of microbes in pelagic food webs: A revised concept. – *Limnol. Oceanogr.* **33**: 1225–1227.
- SHERR, B.F.; SHERR, E.B.; ANDREW, T.L.; FALLON, R.D. & NEWELL, S.Y. (1986): Trophic interactions between heterotrophic protozoa and bacterioplankton in estuarine water analyzed with selective metabolic inhibitors. – *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **32**: 169–179.
- SHERR, E.B.; SHERR, B.F.; BERMAN, T. & HADAS, O. (1991): High abundance of picoplankton-ingesting ciliates during late fall in Lake Kinneret, Israel. – *J. Plankton. Res.* **13**: 789–799.
- SIEBECK, O. (1985): Der Königssee. Eine limnologische Projektstudie. – *Forschungsberichte* **5**, Nationalparkverwaltung Berchtesgaden; 2. Aufl. (1. Aufl. 1982); 131 pp.
- SIEBECK, O. (1989): Königssee – an oligotrophic lake. – In: *Limnology in the Federal Republic of Germany.* Eds. W. Lampert & K.O. Rothaupt, Plön.
- SILVERT, W. & PLATT, T. (1978): Energy flux in the pelagic ecosystem: A time-dependent equation. – *Limnol. Oceanogr.* **23**: 813–816.
- SILVERT, W. & PLATT, T. (1980): Dynamic energie-flow model of the particle size distribution in pelagic ecosystems. – In: KERFOOT, W.C. (Hrsg.): *Evolution and ecology of zooplankton communities.* – *Am. Soc. Limnol. Oceanogr. Spec. Symp.* **3**: 754–763.
- SIMON, L. (1921): Die Entstehung der voralpinen bayerischen Seen. – *Forschungen z. bayerischen Landeskunde* H 2, München.
- SIMON, M. (1987): Biomass and production of small and large free-living and attached bacteria in Lake Constance. – *Limnol. Oceanogr.* **32**: 591–607.
- SIMON, M. (1988): Growth characteristics of small and large free-living and attached bacteria in Lake Constance. – *Microb. Ecol.* **15**: 151–163.
- SIMON, M. (1990): Improved assessment of bacterial production. – *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergeb. Limnol.* **34**: 151–155.
- SIMON, M. & AZAM, F. (1989): Protein content and protein synthesis rates of planktonic marine bacteria. – *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **51**: 201–213.
- SIMON, M. & ROSENSTOCK, B. (1992): Carbon and nitrogen sources of planktonic bacteria in Lake Constance. – *Limnol. Oceanogr.* **37**: 1496–1511.
- SIMON, M. & TILZER, M.M. (1982): Bacterial decay of the autumnal phytoplankton in Lake Constance. – *Schweiz. Z. Hydrol.* **44**: 263–275.
- SIMONY, F. (1874): Ueber Temperatur- und Tiefenverhältnisse des Königssees. – *Sitz.-Ber. d. k. k. Akademie d. Wiss.* **69** (2. Abt.): 655–676; Wien.
- SIMONY, F. (1879): Ueber Alpenseen. – *Der Tourist* 1879, **XI** in Nr. 9–15. *Organ f. Touristik, gesamte Alpen- und Naturkunde*; Wien.
- SKOGSTAD, A.; GRANSKOG, L. & KLAVENESS, D. (1987): Growth of freshwater ciliates offered planktonic algae as food. – *J. Plankton Res.* **9**: 503–512.
- SKUJA, H. (1963): Grundzüge der Algenflora und Algenvegetation der Fjeldgegenden um Abisko in Schwedisch Lappland. – *Nova Acta Reg. Soc. Ups. Ser. IV*, Vol **18** (3): 465 pp, 69 Tafeln.
- SOMMER, U. (1989 a) (Hrsg.): *Plankton ecology: Succession in plankton ecology.* – Berlin, Heidelberg, New York; Springer Verl., 369 pp.
- SOMMER, U. (1989 b): Maximal growth rates of antarctic-phytoplankton: Only weak dependence on cell size. – *Limnol. Oceanogr.* **34**: 1109–1112.
- SOMMER, U.; GLIWICZ, Z.M.; LAMPERT, W. & DUNCAN, A. (1986): The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. – *Arch. Hydrobiol.* **106**: 433–471.
- SPIEGEL-SCHMIDT, A. (1988): Alte Forschungs- und Reiseberichte aus dem Berchtesgadener Land. – *Forschungsbericht* **14**, Nationalparkverwaltung Berchtesgaden (Hrsg.); 184 pp.
- SPRULES, W.G.; BRANDT, S.B.; STEWART, D.J.; MUNAWAR, M.; JIN, E.H. & LOVE, J. (1991): Biomass size spectrum of the Lake Michigan pelagic food web. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **48**: 105–115.
- SPRULES, W.G.; CASSELMAN, J.M. & SHUTER, B.J. (1983): Size distribution of pelagic particles in lakes. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **40**: 1761–1769.
- SPRULES, W.G. & KNOECHEL, R. (1984): Lake ecosystem dynamics based on functional representations of trophic components. – p. 383–403 in: MEYERS, D.G. & STRICKLER, R. (Hrsg.) *Trophic interactions within aquatic ecosystems.* – *Am. Ass. Advan. Sci. Selec. Symp.* **85**; Westview Press, Boulder, Colorado.
- SPRULES, W.G. & MUNAWAR, M. (1986): Plankton size spectra in relation to ecosystem productivity, size, and perturbation. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **43**: 1789–1794.
- SPRULES, W.G.; MUNAWAR, M. & JIN, E.H. (1988): Plankton community structure and size spectra in the Georgian Bay and North Channel ecosystem. – *Hydrobiologia* **163**: 135–140.
- STEIN, R.A.; THRELKELD, S.T.; SANDGREN, C.D.; SPRULES, W.G.; PERSSON, L.; WERNER, E.E.; NEILL, W.E. & DODSON, S.I. (1988): Size structured interactions in lake communities. – In: CARPENTER, S.R. (Hrsg.): *Complex interactions in lake communities.* Springer Verl. New York; 161–179 pp.
- STEMBERGER, R.S. & EVANS, M.S. (1984): Rotifer seasonal succession and copepod predation in Lake Michigan. – *J. Great Lakes Res.* **10**: 417–428.

- STEMBERGER, R.S. & GILBERT, J.J. (1984): Spine development in the rotifer *Keratella cochlearis*: induction by cyclopoid copepods and *Asplanchna*. – *Freshwater Biology* **14**: 639–647.
- STEMBERGER, R.S. & GILBERT, J.J. (1985 a): Body size, food concentration, and population growth in planktonic rotifers. – *Ecology* **66**: 1151–1159.
- STEMBERGER, R.S. & GILBERT, J.J. (1985 b): Assessment of threshold food levels and population growth in planktonic rotifers. – *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergeb. Limnol.* **21**: 269–275.
- STOCKNER, J.G. & PORTER, K.G. (1988): Microbial food webs in freshwater planktonic ecosystems. – In: CARPENTER, S.R. (Hrsg.): *Complex interactions in lake communities*. – Springer Verl. N.Y.; 69–83.
- STOECKER, D.K. (1984): Particle production by planktonic ciliates. – *Limnol. Oceanogr.* **29**: 930–940.
- STOECKER, D.K. & EGLOFF, D.A. (1987): Predation by *Acartia tonsa* Danas on planktonic ciliates and rotifers. – *J. exp. mar. Biol.* **110**: 53–68.
- STRAILE, D. (1994): Die saisonale Entwicklung des Kohlenstoffkreislaufes im pelagischen Nahrungsnetz des Bodensees – Eine Analyse von massenbilanzierten Flußdiagrammen mit Hilfe der Netzwerktheorie. – Dissertation, Fak. Biologie, Uni. Konstanz; 143 pp.
- STRAILE, D.; BARTHELMESS, T. & GAEDKE, U. (1996): Temporal variability of standing stocks of individual species, communities, and the entire plankton in two lakes of different trophic state: Empirical evidence for hierarchy theory and emergent properties? – *Senckenbergiana* **27**: 169–177.
- TAYLOR, W.D. (1978 a): Growth response of ciliates to the density of their bacterial prey. – *Microb. Ecol.* **4**: 207–214.
- TAYLOR, W.D. (1978 b): Maximum growth rate, size and commonness in a community of bacterivorous ciliates. – *Oecologia* **36**: 263–272.
- TAYLOR, W.D. (1979): Sampling data on the bacterivorous ciliates of a small pond compared to neutral models of community structure. – *Ecology* **60**: 876–883.
- TAYLOR, W.D. & HEYENEN, M.L. (1987): Seasonal and vertical distribution of ciliophora in Lake Ontario. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **44**: 2185–2191.
- TAYLOR, W.D. & LEAN, D.R.S. (1981): Radiotracer experiments on phosphorus uptake and release by limnetic microzooplankton. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **38**: 311–322.
- TESSIER, A.J. & GOULDEN, C.E. (1987): Cladoceran juvenile growth. – *Limnol. Oceanogr.* **32**: 680–686.
- TILZER, M.M. (1988): Secchi disk – chlorophyll relationships in a lake with highly variable phytoplankton biomass. – *Hydrobiologia* **162**: 163–171.
- TILZER, M.M. & BEESE, B. (1988): The seasonal productivity cycle of phytoplankton and controlling factors in Lake Constance. – *Schweiz. Z. Hydrol.* **50**: 1–39.
- TILZER, M.M.; GAEDKE, U.; SCHWEIZER, A.; BEESE, B. & WIESER, T. (1991): Interannual variability of phytoplankton productivity and related parameters in Lake Constance: No response to decreased phosphorus loading? – *J. Plankton Res.* **13**: 755–777.
- TISCHLER, W. (1984): Einführung in die Ökologie. – G. Fischer Verl. Stuttgart, New York, 3. Aufl., pp. 254.
- TRAUNSPURGER, W. (1991): Das Meiobenthos des Königssees. Systematische und ökologische Untersuchungen unter besonderer Berücksichtigung der Nematoda. – Forschungsbericht **22**, Nationalparkverwaltung Berchtesgaden (Hrsg.): 7–129.
- TURLEY, C.M.; NEWELL, R.C. & ROBIMS, D.B. (1986): Survival strategies of two small marine ciliates and their role in regulating bacterial community structure under experimental conditions. – *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **33**: 57–70.
- UTERMÖHL, H. (1958): Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. – *Mitt. int. Verein. Limnol.* **9**: 1–38.
- VALENTYNE, J.R. (1957): Principles of modern limnology. – *Am. sci.* **45**: 218–244.
- VANDERPLOEG, H.A.; PAFFENHÖFER, G.-A. & LIEBIG, J.R. (1988): Diaptomus vs. net phytoplankton: Roles of algal size and morphology in grazing avoidance. – *Bull. Mar. Sci.* **43**: 377–394.
- WALTHER (1844): *Topographische Geographie von Bayern*.
- WALZ, N.; ELSTER, H.-J. & MEZGER, M. (1987): The development of the rotifer community structure in Lake Constance during its eutrophication. – *Arch. Hydrobiol.* **4**/Suppl. **74**: 452–487.
- WARWICK, R.M.; COLLINS, N.R.; GEE, J.M. & GEORGE, C.L. (1986): Species size distributions of benthic and pelagic metazoa: Evidence for Interaction? – *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **34**: 63–68.
- WARWICK, R.M. & JOINT, I.R. (1987): The size distribution of organisms in the Celtic Sea: from bacteria to metazoa. – *Oecologia*. – **73**: 185–191.
- WATSON, S. & McCAULEY, E. (1988): Contrasting patterns of net- and nanoplankton production and biomass among lakes. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **45**: 915–920
- WEISSE, T. (1988): Dynamics of autotrophic picoplankton in Lake Constance. – *J. Plankton Res.* **10**: 1179–1188.
- WEISSE, T. (1990): Trophic interactions among heterotrophic microplankton, nanoplankton, and bacteria in Lake Constance. – *Hydrobiologia* **191**: 111–122.
- WEISSE, T. (1991 a): The annual cycle of heterotrophic freshwater nanoflagellates: role of bottom-up versus top-down control. – *J. Plankton Res.* **13**: 167–185
- WEISSE, T. (1991 b): The microbial food web and its sensitivity to eutrophication and contaminant enrichment: A cross-system overview. – *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* **76**: 327–337.
- WEISSE, T. (1993): Dynamics of autotrophic picoplankton in marine and freshwater ecosystems. – *Advances in Microbial Ecol.* **13**: 327–370.
- WEISSE, T. & KENTER, U. (1991): Ecological characteristics of autotrophic picoplankton in a prealpine lake. – *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* **76**: 493–504.
- WEISSE, T. & MÜLLER, H. (1990): Significance of heterotrophic nanoflagellates and ciliates in large lakes: evidence from Lake Constance. – In: M.M. TILZER & C. SERRUYA (Hrsg.) *Large lakes – ecological structure and function*. Brock/Springer, Berlin 540–555 pp.
- WEISSE, T.; MÜLLER, H.; PINTO-COELHO, R.M.; SCHWEIZER, A.; SPRINGMANN, D. & BALDRINGER, G. (1990): Response of the microbial loop to the phytoplankton spring bloom in a large prealpine lake. – *Limnol. Oceanogr.* **35**: 781–794.
- WEISSE, T. & SCHWEIZER, A. (1991): Seasonal and interannual variation of autotrophic picoplankton in a large prealpine lake (Lake Constance). – *Verh. Internat. Ver. Limnol.* **24**: 821–825.



- WEISSE, T. & STOCKNER, J.G. (1993): Eutrophication: the role of microbial food webs. – *Mem. Ist. ital. Idrobiol.* **52**: 133–150.
- WETZEL, R.G. (1983): *Limnology*. – Saunders, Philadelphia, 743 pp.
- WHITEHOUSE, J.W. & LEWIS, B.,G. (1973): The effect of diet and density on development, size and egg production in *Cyclops abyssorum* SARS, 1863 (Copepoda, Cyclopoida). – *Crustaceana* **25**: 225–236.
- WILLIAMSON, C.E. (1983): Invertebrate predation on planktonic rotifers. – *Hydrobiologia* **104**: 385–396.
- WITEK, Z. & KRAJEWSKA-SOLTYS, A. (1989): Some examples of the epipelagic plankton size structure in high latitude oceans. – *J. Plankton Res.* **11**: 1143–1155.
- WÖLFL, S. (1989) – Populationsentwicklung und Produktivität der Copepodenarten im Bodensee/Überlingersee. – Dipl. Thes.; Uni Konstanz; 130 pp.
- WÖLFL, S. (1991): The pelagic copepod species in Lake Constance: Abundance, biomass, and secondary productivity. – *Verh. Internat. Verein Limnol.* **24**: 854–857.
- WÖLFL, S. (1995): Untersuchungen zur Zooplanktonstruktur einschließlich der mikrobiellen Gruppen unter besonderer Berücksichtigung der mixotrophen Ciliaten in zwei südchilenischen Andenfußseen. – Dissertation Uni Konstanz; 250 pp.

## 7 Danksagung

Meinem Erstkorrektor Prof. Dr. W. Geller danke ich für die Überlassung des Themas und die Möglichkeit, die Arbeit am Limnologischen Institut der Universität Konstanz durchzuführen. Ebenso danke ich PD. Dr. M. Simon für die Übernahme der Zweitkorrektur. Der Nationalparkverwaltung Berchtesgaden und ganz besonders Dr. Zierl, Dipl.-Biol. H. Franz und Frau Gödde gilt mein Dank für die Ermöglichung der Untersuchung im Nationalparkgebiet, die finanzielle Unterstützung, das extra angeschaffte Ruderboot und die Möglichkeit von Mai bis November im Forsthaus auf St. Bartholomä zu wohnen.

Frau Dr. habil. U. Gaedke und meinen Kondoktoranden S. Wölfl, S. Schmidt-Halewicz, A. Lenhard und D. Straike danke ich für ihre stete und geduldige Diskussionsbereitschaft und ihre zum Teil tatkräftige Hilfe. Des weiteren möchte ich hier allen Mitarbeitern des Limnologischen Instituts Konstanz danken, besonders Frau Tschakert, Frau Devin, Frau Richter und Herrn Gans-Thomsen.

Diese Arbeit wurde finanziell vom Sonderforschungsbereich 248 der DFG und durch das Umweltforschungszentrum Leipzig gefördert.

In der Reihe der Forschungsberichte sind erschienen:

- Nr. 1 G. Enders  
**Theoretische Topoklimatologie**
- Nr. 2 R. Bochter, W. Neuerburg, W. Zech  
**Humus und Humusschwund im Gebirge**
- Nr. 3 Herausgeber Nationalparkverwaltung  
**Zur Situation der Greifvögel in den Alpen**
- Nr. 4 G. Enders  
**Kartenteil: Theoretische Topoklimatologie**
- Nr. 5 O. Siebeck  
**Der Königssee  
Eine limnologische Projektstudie**
- Nr. 6 R. Bochter  
**Böden naturnaher Bergwaldstandorte  
auf carbonatreichen Substraten**
- Nr. 7 Herausgeber Nationalparkverwaltung  
**Der Funtensee**
- Nr. 8 H. Schmid-Heckel  
**Zur Kenntnis der Pilze in den Nördlichen  
Kalkalpen**
- Nr. 9 R. Boller  
**Diplopoden als Streuzersetzer in einem  
Lärchenwald**
- Nr. 10 E. Langenscheidt  
**Höhlen und ihre Sedimente in den  
Berchtesgadener Alpen**
- Nr. 11 Herausgeber Nationalparkverwaltung  
**Das Bärenseminar**
- Nr. 12 H. Knott  
**Geschichte der Salinenwälder von  
Berchtesgaden**
- Nr. 13 A. Manghabati  
**Einfluß des Tourismus auf die  
Hochgebirgslandschaft**
- Nr. 14 A. Spiegel-Schmidt  
**Alte Forschungs- und Reiseberichte  
aus dem Berchtesgadener Land**
- Nr. 15 H. Schmid-Heckel  
**Pilze in den Berchtesgadener Alpen**
- Nr. 16 L. Spandau  
**Angewandte Ökosystemforschung im  
Nationalpark Berchtesgaden**
- Nr. 17 W. Berberich  
**Das Raum-Zeit-System des Rotfuchses**
- Nr. 18 U. Mäck, R. Bögel  
**Untersuchungen zur Ethologie und  
Raumnutzung von Gänse- und Bartgeier**
- Nr. 19 B. Dittrich, U. Hermsdorf  
**Biomonitoring in Waldökosystemen**
- Nr. 20 F. Kral, H. Rall  
**Wälder – Geschichte, Zustand, Planung**
- Nr. 21 M. Klein, R.-D. Negele, E. Leuner, E. Bohl,  
R. Leyerer  
**Fischbiologie des Königssees:  
Fischereibiologie und Parasitologie**
- Nr. 22 W. Traunspurger  
**Fischbiologie des Königssees:  
Nahrungsangebot und Nahrungswahl  
Bd. I**
- Nr. 23 R. Gerstmeier  
**Fischbiologie des Königssees:  
Nahrungsangebot und Nahrungswahl  
Bd. II**
- Nr. 24 W. Hecht, M. Förster, F. Pirchner  
R. Hoffmann, P. Scheinert, H. Rettenbeck  
**Fischbiologie des Königssees:  
Ökologisch-genetische Untersuchungen  
am Seesaibling und Gesundheitsstatus  
der Fische**
- Nr. 25 G. Hofmann  
**Klimatologie des Alpenparks**
- Nr. 26 K. Rösch  
**Einfluß der Beweidung auf die Vegetation  
des Bergwaldes**
- Nr. 27 H. Remmert, P. G. Rey, W. R. Siegfried,  
W. Scherzinger, S. Klaus  
**Kleinstmögliche Populationen bei Tieren**
- Nr. 28 B. Müller, W. Berberich, A. David  
**Schalenwild**
- Nr. 29 J. Köppel  
**Beitrag der Vegetation zum Wasserhaushalt**
- Nr. 30 H. Zierl et al.  
**Die Wallfahrt über das Steinerne Meer**
- Nr. 31 P. Pechacek  
**Spechte im Nationalpark Berchtesgaden**
- Nr. 32 Chr. Dommermuth  
**Beschleunigte Massenabtragung  
im Jennergebiet**
- Nr. 33 R. Bögel  
**Untersuchungen zur Flugbiologie  
und Habitatnutzung von Gänsegeier**
- Nr. 34 A. Schuster  
**Singvögel im Biosphärenreservat  
Berchtesgaden**
- Nr. 35 M. Höper  
**Moose – Arten, Bioindikation, Ökologie**
- Nr. 36 T. Barthelmeß  
**Die saisonale Planktonzuckession im Königssee**

Zu beziehen über die  
Nationalparkverwaltung Berchtesgaden, Doktorberg 6, D-83471 Berchtesgaden

