

Diss. ETH Nr. 10137

**ZUR BIOLOGIE VON *CHAOBORUS FLAVICANS*,
LEPTODORA KINDTII UND *BYTHOTREPES LONGIMANUS*
UNTER DEM EINFLUSS INTERNER RESTAURIERUNGS-
MASSNAHMEN IN DREI SCHWEIZER SEEN**

Abhandlung

zur Erlangung des Titels
Doktor der Naturwissenschaften
der
EIDGENÖSSISCHEN TECHNISCHEN HOCHSCHULE
ZÜRICH

Vorgelegt von
Beat Akeret
Dipl. Natw. ETH
geboren am 20. Dezember 1962
von Wiesendangen (ZH)
und
Nussbaumen (TG)

Angenommen auf Antrag von
Prof. Dr. H. Ambühl, Referent
Prof. Dr. R. Camenzind, Korreferent

Druckerei Kyburz AG, Dielsdorf

Zürich 1993

Wenn der Morgen naht und das Gestirn des Tages seine Strahlen aussendet, sinken oder schwimmen sie wieder in die Tiefe. Und dieser Vorgang wiederholt sich mit gleicher Regelmässigkeit tagaus, tagein.

(Gerschler 1911)

VERDANKUNG

Herrn Prof. Dr. H. Ambühl, Leiter der Abteilung Limnologie/Hydrobiologie der EAWAG, danke ich für die Bereitstellung von Arbeitsplatz, Material und finanziellen Mitteln, die Ratschläge bei technischen Problemen, sowie die sorgfältige und kritische Überarbeitung des Manuskriptes.

Herrn Prof. Dr. R. Camenzind danke ich für die Übernahme des Korreferates und die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

Herrn Dr. H. R. Bürgi danke ich für die wertvollen Anregungen und Diskussionen, sowie für die freundliche Überlassung diverser Planktonproben.

Frau Dr. E. Meyer, sowie Herrn M. Ammann und A. Imhof danke ich für die vielen Anregungen und Ratschläge während der Durchführung dieser Arbeit und die tatkräftige Mithilfe bei diversen Arbeiten.

Den Herren E. Grieder und A. Máreš danke ich für die Hilfe bei einem Teil der Probenahmen.

Herrn H. Bachmann und P. Schlup danke ich für die Herstellung und Überlassung verschiedener Fotografien.

Herrn Dr. R. Müller danke ich für die zur Verfügung gestellten Fischmägen.

Herrn Dr. H. J. Meng danke ich für die Daten aus den von ihm erstellten Echoграмmen und die grosse Hilfe bei deren Auswertung.

Herrn Dr. A. C. Mason danke ich für die tatkräftige Unterstützung bei der Übersetzung der Zusammenfassung ins Englische.

Weiter danke ich allen Mitarbeitern der Abteilung Limnologie/Hydrobiologie, der EAWAG Bibliothek, sowie der EAWAG Werkstätten "Tüffenwies", die mich in vielfältiger Art und Weise bei meiner Arbeit unterstützt haben.

Ebenso danke ich Herrn H. Wasmer für die Möglichkeit, auf dem Sempachersee sein privates Boot benützen zu dürfen und dem Schweizerischen Bund für Naturschutz (SBN) für die Erlaubnis zur Benützung ihres auf dem Baldeggersee stationierten Bootes.

Herrn H. Périsset und der Druckerei Kyburz AG danke ich für den Druck der Arbeit.

Ein ganz besonderer Dank gilt meinen Eltern und meiner Partnerin für die Unterstützung während des Studiums und der Durchführung dieser Arbeit.

ZUSAMMENFASSUNG

Baldegger-, Hallwiler- und Sempachersee (Schweiz) werden seit der ersten Hälfte der 80er Jahre im Sommerhalbjahr mit reinem Sauerstoff behandelt. Im Winterhalbjahr wird mit Pressluft die Zirkulation unterstützt und dadurch eine verbesserte Sauerstoffversorgung des Hypolimnions erreicht.

Es wurde geprüft, ob sich der Bestand der grossen, carnivoren Zooplanktonorganismen (*Chaoborus flavicans* Meigen (Diptera: Nematocera), *Leptodora kindtii* Focke (Crustacea: Cladocera) und im Hallwilersee zusätzlich *Bythotrephes longimanus* Leydig (Crustacea: Cladocera)) veränderte, weil:

1. pelagische Fische als Folge dieser Massnahmen im bisher sauerstoffarmen Hypolimnion jagen können. (In den Mägen von Felchen (*Coregonus sp.*) wurden insbesondere sehr grosse Anteile von *B. longimanus* gefunden) .
2. eine Abundanzverminderung der Nährtiere der carnivoren Arten postuliert wurde, was ebenfalls einen Bestandesrückgang verursacht hätte.

Die Populationsdynamik der drei Arten wurde mit Planktonfängen erfasst. Mit einem Bodengreifer wurde die Abundanz von *C. flavicans* im Sediment der drei Seen ermittelt und zusätzlich aus Echogrammen die Individuendichte im Pelagial des Hallwilersees bestimmt.

B. longimanus wurde im Hallwilersee nur sporadisch gefunden, nämlich 1981 und 82 in Felchenmägen (>90 % des Inhalts) und im Plankton (bis >26'000 Ind./m²), während die Art in den folgenden Jahren nicht nachzuweisen war. Erst 1991 wurden wieder einzelne Individuen gefunden.

Im Sempachersee lebte ein sehr grosser Bestand von *L. kindtii* (>5000 Ind./m²), während *C. flavicans* selten war (<100 Ind./m²). Im Hallwilersee lag das Verhältnis mehr zu Gunsten von *C. flavicans* (*L. kindtii*: <1000 Ind./m², *C. flavicans* 1991: >1000 Ind./m²). *C. flavicans* wurde in allen drei Seen ganzjährig, *L. kindtii* jeweils zwischen Mitte Juni und Ende Dezember gefunden, wobei die Individuendichte stets in der gleichen Grössenordnung lag. Dasselbe gilt für den kleinen Bestand von *C. flavicans* im Sempachersee. Im Hallwilersee verringerte sich die Population dagegen zwischen 1986 und 1990 um die Hälfte. 1991 wurden wieder mehr Individuen gefunden als 1986.

Die Tiefenverteilung der Dauereier von *L. kindtii* im Sediment und deren spezifische Dichte wurde ermittelt, wobei die Verteilung sehr inhomogen war. Erstmals werden auch REM-Aufnahmen dieser Eier, sowie von einzelnen Körperteilen von *L. kindtii* vorgestellt.

Untersuchungen zur Emergenz von *C. flavicans* zeigten eine Mondphasen-Korrelation mit deutlichen Emergenzschüben bei abnehmendem Mond.

STICHWORTE:

Chaoborus flavicans, *Leptodora kindtii*, *Bythotrephes longimanus*, Zooplankton, Diptera, Crustacea, Cladocera, carnivor, Fische, Hallwilersee, Baldeggersee, Sempachersee, Mondphasen, Emergenz, Morphologie, Dauereier, Seenrestaurierung.

ABSTRACT

Since the beginning of the '80's, Lakes Baldegg, Hallwil and Sempach (Switzerland) have been subjected to restoration measures designed to improve the oxygenation conditions in the hypolimnium. These measures involved aeration using pure oxygen during the summer months and artificial circulation during winter.

One possible consequence of these measures could have been that the levels of the carnivorous zooplakton (*Chaoborus flavicans* Meigen (Diptera: Nematocera), *Leptodora kindtii* Focke (Crustacea: Cladocera) and *Bythotrephes longimanus* Leydig (Crustacea: Cladocera)) were negatively affected. That this should be the case was suggested by the following two points:

1. Pelagic whitefish (*Coregonus sp.*) were able to hunt in the previously oxygen-poor hypolimnium (in the whitefish-stomach the majority of species present were *B. longimanus*).

2. A decrease in the abundance of the prey of the carnivorous species should have occurred and this would also result in a decrease in their numbers.

The population dynamics of all three species were investigated using plankton traps. The abundance of *C. flavicans* in the sediments from all three lakes was determined using a sediment sampler and an echogram was used to provide data concerning the population density in the pelagic zone.

It was only possible to find *B. longimanus* sporadically in Lake Hallwil, namely in 1981 and in 1982. In the stomach of the whitefish it was also very abundant (>90 % content) and in the plankton up to 26,000 ind/m² were found. During the subsequent years it remained undetected and it was only in 1991 that individuals of this species were found again.

In Lake Sempach, there used to be a large population of *L. kindtii* (>5000 ind/m²) while *C. flavicans* was rarely found (<100 ind/m²). In contrast, in Lake Hallwil the ratio favoured *C. flavicans* (*L. kindtii*: <1000 ind/m², *C. flavicans* 1991: >1000 ind/m²). *C. flavicans* was found in all three lakes throughout the year, while *L. kindtii* was only found between mid-June and the end of December. However, the population density was of the same order of magnitude every year. The same was true for the small population of *C. flavicans* in Lake Sempach, whereas in Lake Hallwil the size of the population decreased between 1986 and 1990 by about 50 %. In 1991 there were more individuals present than in 1986.

The vertical distribution profile of the resting-eggs of *L. kindtii* in the sediment and their specific density were determined. The distribution appeared to be very homogeneous. For the first time, SEM studies of these eggs as well as of individual body parts of *L. kindtii* are presented.

An investigation of the emergence of *C. flavicans* shows a correlation with the phases of the moon with a distinct shift in hatching during a waning moon.

KEYWORDS:

Chaoborus flavicans, *Leptodora kindtii*, *Bythotrephes longimanus*, zooplankton, Diptera, Crustacea, Cladocera, carnivor, fish, Lake Hallwil, Lake Baldegg, Lake Sempach, lunar periodicity, emergence, morphology, resting eggs, lake restoration.

1.	EINLEITUNG	9
1. 1.	Biologie der untersuchten Arten	11
1. 1. 1.	<i>Chaoborus flavicans</i>	11
1. 1. 2.	<i>Leptodora kindtii</i>	11
1. 1. 3.	<i>Bythotrephes longimanus</i>	12
1. 2.	Beschreibung der Untersuchungsgewässer	13
1. 2. 1.	Baldeggersee	13
1. 2. 2.	Hallwilersee	13
1. 2. 3.	Sempachersee	14
1. 3.	Funktionsprinzip der seeinternen Massnahmen	16
1. 4.	Eutrophierungs- und Sanierungsgeschichte.....	17
1. 4. 1.	Baldeggersee	17
1. 4. 2.	Sempachersee	18
1. 4. 3.	Hallwilersee	19
2.	MATERIAL UND METHODEN	21
2. 1.	Planktonproben.....	21
2. 1. 1.	Ergebnisse der Netzteste.....	21
2. 2.	Konservierung, Aufbewahrung und Auswertung der Proben	22
2. 3.	Datenauswertung	23
2. 4.	Chemische- und physikalische Datenerhebung.....	23
3.	UNTERSUCHUNGEN AN <i>CHAOBORUS FLAVICANS</i>	24
3. 1.	Populationsdynamik der Larven von <i>Chaoborus flavicans</i>	24
3. 1. 1.	Material und Methode.....	24
3. 1. 1. 1.	Planktonfänge	24
3. 1. 1. 2.	Echogramme	25
3. 1. 2.	Ergebnisse Hallwilersee	26
3. 1. 2. 1.	Planktonfänge	26
3. 1. 2. 2.	Rekonstruktion der Abundanz mittels Echolotaufnahmen	28
3. 1. 3.	Ergebnisse Sempachersee	29
3. 1. 4.	Diskussion	30
3. 2.	Horizontale Inhomogenität der Larven von <i>Chaoborus flavicans</i>	31
3. 2. 1.	Ergebnisse	32
3. 2. 2.	Diskussion	33
3. 3.	Häufigkeit der Larven von <i>Chaoborus flavicans</i> im Sediment	34
3. 3. 1.	Material und Methode.....	34
3. 3. 1. 1.	Beschreibung des Probenahmegerätes.....	34
3. 3. 2.	Ergebnisse	37
3. 4.	Besiedlung des Seegrundes mit <i>Beggiatoa spec.</i> und deren Einfluss auf die Larven von <i>Chaoborus flavicans</i>	39
3. 4. 1.	Diskussion	40
3. 5.	Emergenz von <i>Chaoborus flavicans</i>	41
3. 5. 1.	Material und Methoden	41
3. 5. 2.	Ergebnisse	43
3. 5. 3.	Diskussion.....	46
3. 6.	Entwicklung und Wachstum der Larven von <i>Chaoborus flavicans</i>	48

3. 6. 1. Material und Methode.....	49
3. 6. 2. Ergebnisse	49
4. UNTERSUCHUNGEN AN <i>LEPTODORA KINDTII</i>	54
4. 1. Populationsdynamik von <i>Leptodora kindtii</i>	54
4. 1. 1. Material und Methoden	54
4. 1. 2. Ergebnisse	56
4. 1. 3. Horizontale Inhomogenität von <i>Leptodora kindtii</i>	62
4. 1. 3. 1. Ergebnisse.....	62
4. 1. 4. Induktion der Populationsentwicklung bei <i>Leptodora kindtii</i>	64
4. 1. 5. Futterorganismendichte als limitierender Faktor für die Populationsentwicklung von <i>Leptodora kindtii</i>	66
4. 1. 5. 1. Ergebnisse.....	66
4. 1. 6. Herbsttemperatur als limitierender Faktor für die Popula- tionsentwicklung von <i>Leptodora kindtii</i>	68
4. 2. Tiefenverteilung von <i>Leptodora kindtii</i>	69
4. 2. 1. Material und Methode.....	70
4. 2. 1. Ergebnisse	71
4. 2. 2. Interpretation.....	74
4. 3. Tiefenverbreitung der Eier von <i>Leptodora kindtii</i> im Sediment.....	75
4. 3. 1. Material und Methoden	75
4. 3. 2. Ergebnisse	78
4. 3. 3. Dichte der Dauereier von <i>Leptodora kindtii</i>	80
4. 3. 3. 1. Diskussion	81
4. 4. Einzelheiten zur Morphologie von <i>Leptodora kindtii</i>	81
4. 4. 1. Material und Methoden	82
4. 4. 2. Feinstruktur der Ruderantennen	82
4. 4. 3. Abdominale Hautstruktur	83
4. 4. 4. Mundöffnung von <i>Leptodora kindtii</i>	84
5. UNTERSUCHUNGEN AN <i>BYTHOTREPHER LONGIMANUS</i>	86
5. 1. Populationsdynamik von <i>Bythotrephes longimanus</i> im Hallwilersee ...	86
5. 1. 1. Material und Methode.....	86
5. 1. 2. Ergebnisse	86
5. 1. 3. Diskussion des Verschwindens und erneuten Auftauchens von <i>Bythotrephes longimanus</i> im Hallwilersee.....	88
6. FISCHE ALS PRÄDATOREN VON CRUSTACEEN UND DIPTEREN- LARVEN	89
6. 1. Material und Methode	89
6. 2. Tiefenverteilung der Fische.....	91
6. 2. 1. Ergebnisse	91
6. 3. Horizontale Verteilung der Fische	93
6. 3. 1. Ergebnisse	93
6. 4. Magen-Darmuntersuchungen an Coregoniden aus dem Hallwiler- see.....	95
7. SCHLUSSDISKUSSION.....	97
8. LITERATUR.....	102
9. ANHANG	109

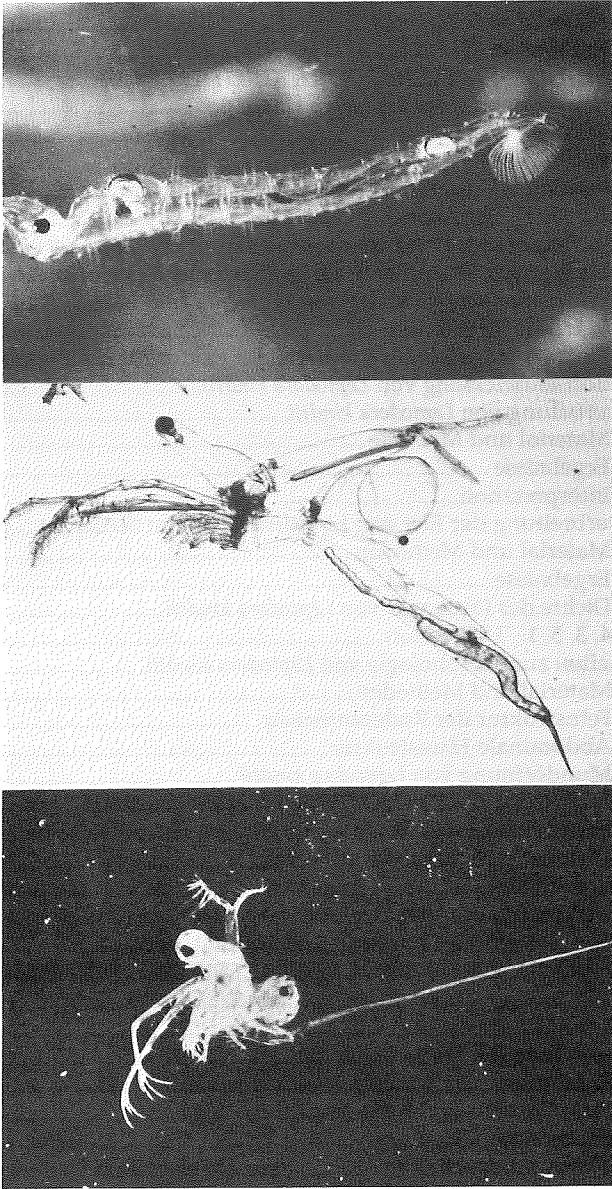


Abb. 1: Larve von *Chaoborus flavicans* (Meigen), (oben)
Weibchen von *Leptodora kindtii* (Focke), (mitte)
Weibchen von *Bythotrephes longimanus* Leydig, (unten)

1. EINLEITUNG

Die zunehmend dichtere Besiedlung des Schweizer Mittellandes, die seit den späten 50er Jahren vermehrte Verwendung phosphathaltiger Waschmittel, sowie auch die Intensivierung der Landwirtschaft hatte eine immer stärkere Nährstoffbelastung vieler Gewässer im Laufe der letzten hundert Jahre zur Folge. Dadurch eutrophierten diverse vormals oligo- oder höchstens mesotrophe Seen durch eingeleitete Abwässer immer mehr. Zusätzlich führte die Intensivhaltung von Schweinen und der Austrag grosser Jauchemengen insbesondere in den Einzugsgebieten von Baldegger- und Sempachersee neben den oben erwähnten Faktoren zu einer zunehmenden Stickstoff- und Phosphorbelastung. Die grossen Nährstoffmengen im Seewasser führten bei allen drei Gewässern im Laufe der letzten Jahrzehnte zu immer stärkerem Algenwachstum. Besonders auffallend waren etwa wiederholt aufgetretene *Oscillatoria rubescens*-Blüten (Bürgi & Stadelmann 1991). Infolge der hohen Algendichten änderte sich einerseits die Futtersituation für algivore Zooplankter. Andererseits dürfte dagegen der Frassdruck durch Fische eher abgenommen haben, da diese im durch Algen getrübbten Wasser ihre Beute weniger gut sehen konnten. Das Zusammenwirken dieser Faktoren könnte somit zu den von Marti (1986) bei mehreren planktischen Crustaceen festgestellten, zunehmend höheren Abundanzen geführt haben.

Parallel zu dieser Entwicklung kam es zu einem immer geringeren Sauerstoffgehalt des Hypolimnions (Stadelmann 1980, Stadelmann 1984). Bezüglich der Auswirkungen dieser Situation auf carnivore Cladoceren sind die Literaturhinweise widersprüchlich. So erwähnte Flössner (1972), dass *Leptodora kindtii* in eutrophen Gewässern sehr zahlreich sei. Bürgi, Weber & Bachmann (1985) dagegen belegten mit Beispielen, dass die Nahrungsgrundlage für diese Art von untergeordneter Bedeutung sei. Viel wichtiger wäre eine genügende Sauerstoffversorgung des Lebensraumes. Die Aussage Flössners dürfte daher ihre Gültigkeit nur behalten, solange in einem eutrophen Gewässer die Sauerstoffkonzentration im oberen Hypolimnion ein bestimmtes Mass nicht unterschreitet. Gerade letzteres war aber in den hier untersuchten, eutrophen Gewässern, mit Ausnahme des Sempachersees, oft nicht mehr ganzjährig gewährleistet. Dennoch ist *Leptodora kindtii* als eine der beiden im Gebiet vorkommenden, carnivoren Cladocerenarten in allen drei See nachgewiesen worden (Grobe 1958, Schwander 1978, Bürgi, Weber & Bachmann 1985). Durch den zunehmenden sommerlichen Sauerstoffschwund dürfte die Art aber immer mehr in Bedrängnis gekommen sein und ihre Abundanz abgenommen haben. Die zweite im Gebiet verbreitete Raubcladocere, *Bythotrephes longimanus*, konnte anscheinend vor 1982 in keinem der Seen nachgewiesen werden.

In den späten 70er und anfangs der 80er Jahre wurden Studien über eine mögliche Sanierung der drei Mittellandseen teilweise mit der Hilfe eines Seenmodells von Imboden & Gächter (1978) durchgeführt (Stumm & Ambühl 1979, Anonym 1979, Gächter *et al.* 1983 und andere). So wurden neben externen Sanierungsmassnahmen wie dem Bau von Abwasserreinigungsanlagen in der ersten Hälfte der 80er Jahre Hypolimnionbelüftungs- und Zirkulationsunterstüt-

zungsanlagen gebaut. Das vordergründige Ziel dieser Massnahmen war, die Sauerstoffkonzentration des ganzen Wasserkörpers ganzjährig auf mindestens 4 mg O₂/l zu stabilisieren. Dadurch sollte die Biosphäre des Sees erhalten und die Rücklösung von Phosphor verlangsamt werden, bis die see-externen Sanierungsmassnahmen (Abwasserreinigungsanlagen, Düngebeschränkungen in der Landwirtschaft usw.) genügend wirksam würden und ein "ursprünglicher" Zustand ohne weitere künstliche Unterstützung erreicht und erhalten werden könnte. Die Seen sollten wieder so weit als möglich oligotroph werden.

Im Gegensatz zu den räuberischen Cladoceren ist der Sauerstoffschwund in den tieferen Schichten für die Larven der Büschelmücke *Chaoborus flavicans* kein Nachteil. Im Gegenteil: Als auf teilweise anaerobe Verhältnisse angepasster Organismus geniesst die Art durch die Eutrophierung und ihre Folgeerscheinungen einen Selektionsvorteil. Sie kann vor den Fischen in die sauerstoffarmen Tiefenregionen ausweichen. Da die Belüftung und Zirkulationsunterstützung die Sauerstoffverhältnisse des Tiefenwassers zugunsten höherer Konzentrationen verändert, hätte aber *Chaoborus flavicans* seinen unter den bisherigen Verhältnissen wohl grössten Vorteil eingebüsst. Somit wäre zu erwarten gewesen, dass die Art im Laufe der Zeit seltener würde.

Das Gegenteil wäre hingegen mit den räuberischen Cladoceren geschehen. Für sie verbesserten sich die Bedingungen in ihrem Lebensraum, insbesondere als die Nahrungsbasis vermutlich zunächst noch auf einem hohen Niveau verblieben wäre. Falls nicht andere Faktoren antagonistisch wirkten, wäre somit eine Abundanzzunahme von *Leptodora kindtii* zu erwarten gewesen. *Bythotrephes longimanus* konnte 1982 im Hallwilersee unerwartet in grosser Individuendichte nachgewiesen werden. Auch diese Art hätte durch die internen Sanierungsmassnahmen (Begasung/Zwangszirkulation) bessere Lebensbedingungen erhalten. Sollte sich hingegen die Sichttiefe mit zunehmender Oligotrophierung vergrössern, hätte *Bythotrephes longimanus* gegenüber der durchsichtigen *Leptodora kindtii* einen Selektionsnachteil gehabt. Als stärker pigmentierte Form stellt er eine stark bejagte Fischnahrung dar. Der Frassdruck durch Fische ist vermutlich dadurch stärker als bei *Leptodora kindtii* (Nauwerck, Mugidde & Ritterbusch 1990). Dennoch könnte sich die Art mit zunehmender Oligotrophierung gegebenenfalls etablieren. Lieder (1958) meinte, dass sie in eutrophen Gewässern als gefährdet gelten müsse.

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, die Populationsdynamik der drei oben aufgeführten carnivoren Zooplanktonorganismen seit dem Beginn der internen Sanierung zu verfolgen und soweit als möglich mit dem Zustand davor zu vergleichen. Weiter sollen allgemeine Erkenntnisse zur Biologie dieser Tiere gewonnen werden, die es erlauben, die beobachteten Phänomene zu deuten.

Jedes Haupt- sowie einige Unterkapitel enthalten als kurze Wiederholung und Ergänzung der Einleitung nochmals einige einführende Bemerkungen. Es folgen dann Angaben zu den für das jeweilige Kapitel spezifischen Methoden, soweit sie nicht schon im allgemeinen Teil aufgeführt worden sind. Nach der Beschreibung des Versuches und der Ergebnisse werden diese kurz diskutiert. Die Schlussdiskussion am Ende der Arbeit beschränkt sich somit auf die Verknüpfung der in den einzelnen Kapiteln erhaltenen Resultate.

1. 1. Biologie der untersuchten Arten

1. 1. 1. *Chaoborus flavicans* (Meigen) (Diptera: Nematocera)

Die Larven der Büschelmücke *Chaoborus flavicans* (Abb. 1) leben während der Nacht pelagisch und am Tage mehr oder weniger benthisch. Diese Art ist die einzige aus der Gattung *Chaoborus*, die in Europa auch ausserhalb des Litorals regelmässig gefunden wurde (Saether 1972). Sie führt dabei je nach Jahreszeit mehr oder weniger regelmässige Wanderungen zwischen Gewässergrund und Epilimnion durch. Die zum Teil beträchtlichen Strecken werden jeweils um die Zeit der Dämmerung zurückgelegt. Nachdem die Larven den Tag im oder über dem Sediment verbracht haben, steigen sie bei Sonnenuntergang in die planktonreichen Oberflächenschichten, um dort zu jagen. Dabei fangen und fressen sie alles, was sie erbeuten und überwältigen können, wie Cladoceren, Copepoden und Rotatorien, wobei letztere insbesondere den kleinen Larven als Futter dienen. Weiter werden aber auch Insektenlarven, Oligochaeten und sogar Individuen der eigenen Art gefressen (Saether 1972, Riessen *et al.* 1984, Neill 1985). *Chaoborus flavicans* jagt seine Beute visuell (Ringelberg *et al.* 1985). Vor der Nahrungsaufnahme noch transparent, ist der Darm der Larve gegen Morgen dunkel gefärbt. Dadurch steigt jedoch die Gefahr, bei ausreichenden Lichtverhältnissen von Fischen gesehen und somit gefressen zu werden (Giguère & Northcote 1987). Vor Sonnenaufgang lassen sich die *Chaoborus*-Larven dann wieder in die Tiefe sinken. Finden sich dort sauerstoffarme oder sogar -freie Verhältnisse, so sind sie hier sicher vor möglichen Prädatoren. Unter anaeroben Bedingungen wird die Energieversorgung durch den Abbau von Glykogen über Glucose zu Lactat (Milchsäurezyklus) gewährleistet. Reichern sich die Abbaustoffe dieses Prozesses in den Larven an, so wirken sie als Migrationsauslöser, und ein Teil der Tiere verlässt das Sediment, um bei höheren Sauerstoffkonzentrationen diese Substanzen wieder abzubauen (Franke 1978).

Auf- und Abstieg erfolgt durch Kontraktion der Tracheenblasen. Dadurch wird mittels Volumenänderungen ein Auftrieb erzeugt und die Migration ist mit relativ geringem Energieaufwand ohne Eigenbewegung der Larven möglich.

Chaoborus flavicans durchläuft in Mitteleuropa jährlich einen Generationszyklus. Zur Fortpflanzung verlassen die Tiere nach einer Puppenphase als flugfähige Mücken das Wasser um sich zu paaren. Die Eier werden auf die Gewässeroberfläche gelegt. Nach einigen Tagen schlüpfen rund 1.5 mm lange Larven. Bis zur Puppe werden insgesamt 4 Larvenstadien (L₁-L₄) durchlaufen, wobei die ältesten Larven mehr als 13 mm lang werden können (Franke 1978).

1. 1. 2. *Leptodora kindtii* (Focke) (Crustacea: Cladocera)

Der Glaskrebs *Leptodora kindtii* (Abb. 1) ist eine pelagisch lebende Phyllopodenart. Er bewohnt hauptsächlich grössere nicht zu nährstoffarme, stehende oder langsam fließende Gewässer, wie Seen und grosse Teiche, wurde aber sogar schon in Flussaunen, grösseren Gräben und im Brackwasser gefunden. Die Art besiedelt in erster Linie das Epi- und Metalimnion (Flössner 1972).

Heuscher (1916) beschrieb Vertikalwanderungen mit Amplituden bis zu 45 m. *Leptodora kindtii* ist wie *Chaoborus flavicans* mehr oder weniger transparent. Daher der Name "Glaskrebs". Die Transparenz dürfte einen sehr guten Frassschutz vor Fischen darstellen.

Die Art tritt im allgemeinen erst im Sommer und Herbst auf. Die ersten Tiere schlüpfen als Nauplien aus Dauereiern, die im Vorjahr abgelegt worden waren. Die weitere Vermehrung erfolgt wie bei anderen Cladoceren parthenogenetisch. Schon sehr früh werden Männchen gefunden, die sich insbesondere durch die Beborstung der ersten Antennen von juvenilen Weibchen ohne Brutsack unterscheiden. Zumindest für die Produktion von Dauereiern ist eine Begattung nötig. Wie die Paarung abläuft, ist bisher unbekannt. Die Männchen besitzen auch kein eigentliches Begattungsorgan (Gerschler 1912). Die Produktion von Dauereiern kann schon ab Juni beobachtet werden. Nachdem das Weibchen sie fallen gelassen hat, sinken sie auf den Gewässergrund ab und verbleiben dort, bis die neue Generation im nächsten Sommer schlüpft. Gegen Ende November oder in der ersten Dezemberhälfte verschwinden die letzten Individuen im allgemeinen aus dem Plankton.

Leptodora kindtii ernährt sich räuberisch von anderen Cladoceren sowie von Copepoden. Die Beute kann dabei eine Länge von rund 1.5 mm erreichen. Fischlarven werden anscheinend nur selten gefressen (Flössner 1972, Herzig & Auer 1990).

1. 1. 3. *Bythotrephes longimanus* Leydig (Crustacea: Cladocera)

Ebenso wie *Leptodora kindtii* ist auch der Langschwanzkreb *Bythotrephes longimanus* (Abb. 1) eine pelagisch lebende Phyllopodenart. Sie ist jedoch im allgemeinen eher auf grosse, tiefe Gewässer beschränkt und ist bisher nur vereinzelt in Teichen beobachtet worden. Diese Cladocerenart findet sich sowohl im Epilimnion als auch in tieferen Schichten. Aber auch im Litoral wurde *Bythotrephes longimanus* schon gefunden. In tiefen Seen führen die Tiere tägliche Vertikalwanderungen durch, wobei sie tagsüber in tieferen Schichten leben und bei Dunkelheit an die Oberfläche aufsteigen.

In Alpenrandseen findet sich die Art in der Zeit von April oder Mai bis Dezember, in einigen Fällen wurde sie aber auch über eine etwas längere Periode beobachtet. Die Fortpflanzung erfolgt in dieser Zeit hauptsächlich parthenogenetisch. Während der Individualentwicklung häuten sich die Tiere mehrfach, wobei jedoch das Wachstum nicht in erster Linie von den Häutungen abhängig ist. D. h. die Tiere können beträchtlich an Grösse zunehmen, ohne sich zu häuten. Somit ist die Grösse kein zuverlässiges Altersmerkmal. Die Anzahl der Häutungen lässt sich nach Ischreyt (1930) anhand von Hautresten an der Spina mikroskopisch feststellen. Schon nach der ersten Häutung konnten Weibchen mit Eiern oder sogar kleinen bis mittleren Embryonen gefunden werden. Grosse, reife Embryonen fand Ischreyt dagegen erst nach der zweiten Häutung des Muttertieres im Brutsack. Die Geburt der Jungtiere erfolgt durch den Zerfall dieses Sackes.

Ab Mitte September beginnt die Sexualperiode und ab Oktober werden Dau-

ereier gebildet. Wie bei *Leptodora kindtii* handelt es sich hierbei um befruchtete Eier (Flössner 1972). Sie werden ebenfalls ins freie Wasser abgegeben, wo sie auf den Grund absinken und dort verharren, bis die Individuen der nächsten Generation im kommenden Frühjahr schlüpfen.

1. 2. Beschreibung der Untersuchungsgewässer

1. 2. 1. Baldeggersee

Der Baldeggersee liegt in südost-nordwestlicher Richtung auf 463 m.ü.M. im mittleren Seetal zwischen Luzern und Aarau. Bei einer Länge von 4.9 km besitzt er eine Oberfläche von 5.2 km². Der See ist etwa dreimal länger als breit und im Verhältnis zu seiner geringen Fläche ziemlich tief. Die mittlere Seetiefe beträgt 33 m, die grösste Tiefe 66 m. 1806 und 1870 wurde der See um 35 cm bzw. 115 cm abgesenkt (Stadelmann 1984). Das Seebecken ist eingebettet zwischen den Moränenzügen des Lindenbergs (844 m.ü.M.) im Nordosten und der Erlösen (811 m.ü.M.) im Südwesten. Das nordwestliche und das südöstliche Ufer laufen flach aus und gehen in landwirtschaftlich genutzte Flächen über. Die Seeufer sind zum grossen Teil durch einen schmalen Schilfgürtel gesäumt. Dieser wird nur stellenweise durch verbaute Ufer oder ins Wasser ragendes Gebüsch unterbrochen. Das Seebecken ist wannenförmig mit recht steil abfallenden Längsufern (Böschungswinkel ca. 6°). Die Schmalseiten fallen bei einem Böschungswinkel von ca. 2° wesentlich flacher ab (Adam & Birrer 1943). Der Baldeggersee wie auch der nachfolgende Hallwilersee entstanden durch tektonisch bedingte Bruchformen des felsigen Untergrundes und der glazialen Erosion verschiedener Vorstösse des Reussgletschers (Stadelmann 1984).

Der Baldeggersee besitzt als kleinster der drei hier untersuchten Seen auch das kleinste Einzugsgebiet (74.18 km², 1413 % der Seefläche). Es erstreckt sich vom Seeniveau bis auf 820 m.ü.M.. 1984 lebten hier 10200 Einwohner, wobei 1982 70 % der Haushalte an eine Abwasserreinigungsanlage angeschlossen waren.

14 Bäche entwässern in den See, wobei durch den Ronbach als grösster Zubringer auch Abwässer der Gemeinde Hochdorf und deren Industrie in den Baldeggersee gelangen. Der mittlere Abfluss betrug zwischen 1976 und 1981 1.37 m³/s, was eine mittlere theoretische Aufenthaltszeit des Wassers von 5.5 Jahren ergibt (Stadelmann 1984).

1. 2. 2. Hallwilersee

Der Hallwilersee liegt wie der Baldeggersee in südost-nordwestlicher Richtung im mittleren Seetal zwischen Luzern und Aarau. Die mittlere Höhe des Seespiegels liegt auf 449 m.ü.M.. Bei einer Länge von 8.4 km besitzt er eine Oberfläche von 10.2 km². Der See ist etwa fünfeinhalb mal länger als breit. Die mittlere Seetiefe beträgt 28.6 m, die Maximaltiefe 48 m. Das Seebecken ist eingebettet zwischen den Moränenzügen des Hombergs (787 m.ü.M.) und des Ischlags (636 m.ü.M.) im Südwesten sowie des Lindenbergs (878 m.ü.M.) und der Fluären (565 m.ü.M.) im Nordosten. Das nordwestliche und das südöstliche Ufer laufen

flach aus und gehen in landwirtschaftlich genutzte Flächen über. Die Seeufer werden auf den Schmalseiten und Teilen der Längsseiten von Schilfgürteln gesäumt. Die restlichen Uferpartien sind verbaut oder mit Büschen bewachsen. Die Ufer fallen nach einem schmalen Litoral schnell auf etwa 9 m ab. Es folgt dann ein flach abfallender Bereich bis zu einer Tiefe von ca. 12 m. Dem ist meist eine zweite Steilzone angeschlossen (Güntert 1921).

Das Einzugsgebiet des Hallwilersees hat eine Gesamtfläche (inkl. Baldeggersee) von 138 km² (1353 % der Seefläche). 1983 lebten 14000 Einwohner in diesem Gebiet. Neun Bäche entwässern direkt in den See. Dabei bringt der Aabach als Abfluss aus dem Baldeggersee mit rund 1.37 m³/s das meiste Wasser (Stadelmann 1984). Der mittlere Abfluss des Aabachs aus dem Hallwilersee beträgt 2.3 m³/s. Die theoretische, mittlere Aufenthaltszeit des Seewassers liegt bei 3.9 Jahren (Märki & Schmid 1983).

1. 2. 3. Sempachersee

Der Sempachersee erstreckt sich wie die beiden anderen Seen in südost-nordwestlicher Richtung. Er befindet sich auf 504 m.ü.M. bei Sursee zwischen Luzern und Olten im Suhretal. Bei einer Länge von 7.5 km besitzt er eine Oberfläche von 14.4 km². Der Sempachersee ist etwa dreimal so lang wie breit. Er ist der tiefste hier untersuchte See. Die mittlere Tiefe beträgt 46 m, die grösste Tiefe 87 m (Stadelmann 1980). Das Seebecken ist eingebettet zwischen den Moränenzügen des Notteler Bergs (704 m.ü. M.) im Südwesten und des Eichbergs (750 m.ü.M) im Nordosten. Das südöstliche Schmalufer bei Sempach läuft flach aus und geht in Landwirtschaftsgebiet über. Am nordwestlichen Schmalufer besitzt der See eine grosse, gegen die offene Wasserfläche nur rund 150 m breite Bucht. Sie bildet den natürlichen Hafen von Sursee. Die Seeufer sind auf weiten Strecken von einem schmalen Schilfgürtel gesäumt. Hauptsächlich im Bereich von Ortschaften findet man an Stelle des Schilfes Uferverbauungen bzw. Gebüsch.

Seine Entstehung verdankt der Sempachersee einer halbkreisförmigen, den heutigen Wasserspiegel 20-30 m überragenden Endmoräne des Reussgletschers bei Sursee. Dieser Wall staute die Suhre nach dem Abschmelzen des Gletschers. Der Seespiegel lag früher wohl noch etwas höher als heute. Da sich die Suhre im Laufe der Zeit am Südwestende der Endmoräne immer tiefer einfrass, sank der Seespiegel langsam auf das heutige Niveau ab (Hotz 1922).

Das Einzugsgebiet hat eine Fläche von 75.84 km² (527 % der Seefläche). Dieser See besitzt somit von den drei Untersuchungsgebieten das im Verhältnis zur Seeoberfläche kleinste Einzugsgebiet. Der Wasserzufluss in den See wird durch 12 Bäche gewährleistet. Der Abfluss der Suhre beträgt im Mittel 1.17 m³/s. Dieser niedrige Wert ergibt zusammen mit dem grossen Volumen von 0.67 km³ eine ausserordentlich geringe Austauschrate des Seewassers. Die theoretische mittlere Aufenthaltszeit liegt mit 18 Jahren sehr hoch. Die schlechteste Wassererneuerungsrate aller Schweizerseen! Im Einzugsgebiet lebten 1977 9800 Einwohner, wobei 75 % der Haushalte an eine Abwasserreinigungsanlage angeschlossen waren (Stadelmann 1980). (Hydrographische Daten der Seen: Tab. 1).

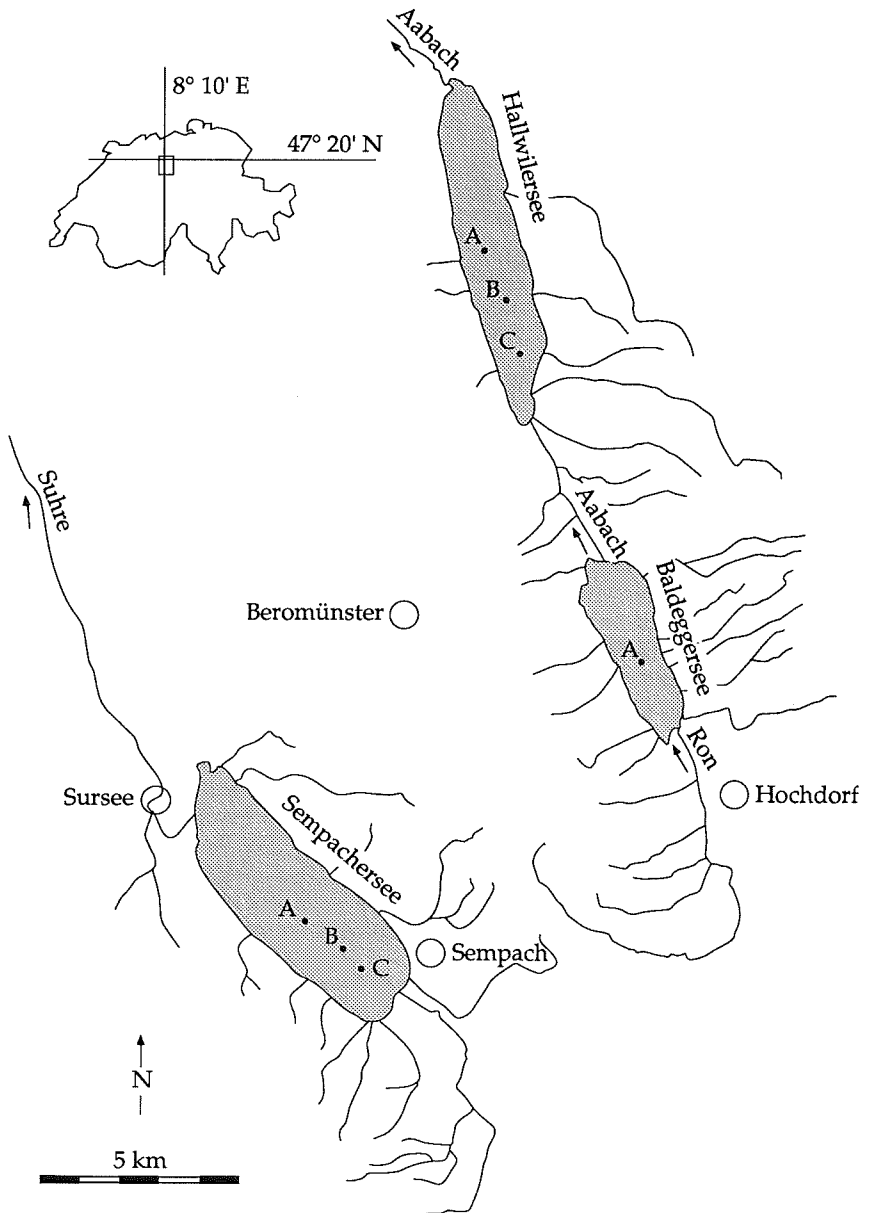


Abb. 2: Die drei untersuchten Seen mit der Lage der Probestellen. (A = Probestellen an den tiefsten Punkten, B und C = zusätzliche Probestellen).

Tab. 1: Hydrographische Daten der Untersuchungsgewässer

	Baldeggersee	Hallwilersee	Sempachersee
Höhe über Meer	463 m	449 m	504 m
Seeoberfläche	5.2 km ²	10.2 km ²	14.4 km ²
Mittlere Tiefe	33 m	28.6 m	46 m
Maximale Tiefe	66 m	48 m	87 m
Volumen	0.173 km ³	0.292 km ³	0.67 km ³
Uferlänge	11.9 km	18 km	20 km
Uferlänge/m ² Oberfläche	2.3 mm	1.8 mm	1.4 mm
Einzugsgebiet	69.0 km ²	138 km ²	75.84 km ²
Mittlerer Abfluss	1.37 m ³ /s	2.3 m ³ /s	1.17 m ³ /s
Theoretische mittlere Aufenthaltszeit	5.5 Jahre	3.9 Jahre	18 Jahre

1. 3. Funktionsprinzip der seeinternen Massnahmen

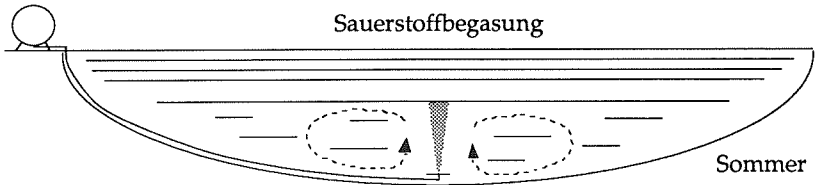
Da alle drei Seen in der Hauptwindrichtung von Hügellügen begrenzt und somit windarm sind, ist die vollständige Zirkulation unter natürlichen Verhältnissen nicht alljährlich gewährleistet. Die Seen sind somit fakultativ monomiktisch. Solange sie sich in einem oligotrophen Zustand befanden, war eine winterliche, auf Oberflächenverhältnisse bezogene 100 %ige Sauerstoffsättigung nicht unbedingt erforderlich. Die hypolimnische Sauerstoffzehrung war geringer als die durchschnittliche jährliche Sauerstoffzufuhr. Erst unter eutrophen Verhältnissen änderte sich das Bild, und die anthropogene Unterstützung der Zirkulation wurde nötig. Hauptziel der seeinternen Massnahmen war eine genügende Sauerstoffversorgung des Seewassers während des ganzen Jahres zu gewährleisten. Dadurch sollte in erster Linie die unter anaeroben Verhältnissen stattfindende Rücklösung von im Sediment gebundenen Nährstoffen so weit als möglich verhindert werden. Zur Lösung dieses Problems wurde 1980 ein öffentlicher Sanierungswettbewerb ausgeschrieben, der vom Ingenieurbüro Jungo in Zürich mit dem System "TANYTARSUS" gewonnen wurde (Abb. 3) (Imboden 1983).

Dieses System sieht vor, während der sommerlichen Stagnation das Hypolimnion mit reinem Sauerstoff zu begasen. Dabei ist es wichtig, den Eintrag bezüglich der Menge und der Feinheit der Blasen so zu optimieren, dass sich der aufsteigende Sauerstoff bis zum Erreichen der Sprungschicht löst. Sobald sich der See im Herbst dann jeweils so weit abgekühlt hat, dass die Temperatur über die ganze Wassersäule annähernd gleich ist, kann die kostenintensive Sauerstoffbegasung durch das wesentlich billigere Einblasen von Pressluft ersetzt werden. Dadurch ist es möglich, die winterliche Zirkulation des Sees zu unterstützen.

Die technischen Installationen für die seeinternen Massnahmen bestehen aus zwei Teilen. Die Landanlage setzt sich aus Sauerstofftank und -expansionsvorrichtungen für die Begasung, sowie Kompressoren zur Zirkulationsunterstüt-

zung zusammen. Von hier aus führen Rohre zum Unterwasserteil der Anlage. Dieser besteht aus mehreren Diffusoren, die im Bereich der tiefsten Stelle des Sees installiert wurden. Jeder Diffusor besteht aus einem sternförmigen Rohrsystem von rund 4 m Durchmesser. Daran sind insgesamt 36 jeweils 1 m lange Filterkerzen mit einem Porendurchmesser von $2.5 \mu\text{m}$ befestigt. Über das Rohrsystem wird das jeweilige Gas von der Landanlage zu den Diffusoren gebracht und strömt dort über die Filterkerzen feinblasig oder über Düsen grobblasig aus.

Sauerstofftank



Kompressor

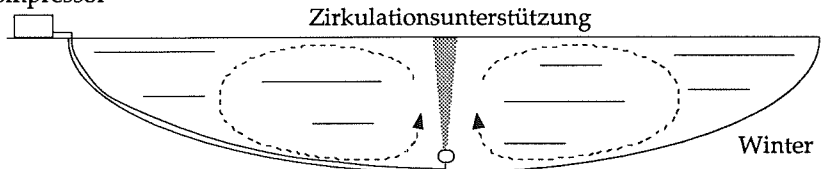


Abb. 3: System TANYTARSUS mit sommerlicher Hypolimnionbegasung (Sauerstoff, feinblasig) und winterlicher Zirkulationsunterstützung (Pressluft, grobblasig) (Nach Imboden 1983).

1. 4. Eutrophierungs- und Sanierungsgeschichte

1. 4. 1. Baldeggersee

Im Mittelalter war der Baldeggersee als gutes Felchengewässer bekannt. Dieser gute Zustand hielt bis zum Beginn des 20. Jahrhunderts an. In den 20er und 40er Jahren konnte jeweils im Herbst kein Sauerstoff mehr nachgewiesen werden, und in den 50er Jahren kam es als Folge des mangelnden Sauerstoffs zu grösseren Fischsterben. Die ursprünglich grosse Felchenpopulation brach zusammen und Cypriniden breiteten sich aus. In den 60er Jahren wurde eine erste Sanierung in Form von abwassertechnischen Massnahmen eingeleitet. 1967 wurde die Abwasserreinigungsanlage (ARA) Hochdorf, als eine der ersten in der Schweiz mit einer Phosphat-Fällung ausgerüstet, in Betrieb genommen und später um eine Flockenfiltrationsanlage erweitert. Die Abwässer diverser kleiner Siedlungen in der Nähe des Seeausflusses wurden vom See ferngehalten und über die ARA Hitzkirchertal in den Hallwilersee entsorgt. Trotzdem kam es zu einer weiteren Zunahme der Eutrophierung. Insbesondere aus der land-

wirtschaftlichen Nutzung der umliegenden Gebiete gelangte weiterhin zuviel Phosphor in den See. 1975 wurde die ARA Rain in Betrieb genommen. Auch hier wurden die Phosphate im Simultanverfahren entfernt (Stadelmann 1984).

1982 wurde dann die seeinterne Sanierungsanlage installiert. Die grobblasige Zirkulationsunterstützung mittels Pressluft erfolgt an drei Stellen in etwa 60 m Tiefe. Über eine Kompressorenstation (Leistung 37 kW) wurde Luft eingeblasen, welche einen rund 1500fachen Wassertransport bewirkte. Beginn der Zirkulationsunterstützung war der 26. Februar 1982. Am 25. Mai wurde nach einem rund einmonatigen Stillstand der Anlage auf feinblasigen Sauerstoffeintrag, zunächst über ein bis zwei Diffusoren, umgestellt. Mitte Mai 1983 wurden in 40 bis 60 m Tiefe weitere Diffusoren eingebaut, so dass nun im Sommerhalbjahr an sechs Stellen reiner Sauerstoff aus einem 25 m³ Tank an Land ins Hypolimnion eingeblasen werden konnte. Dieser Sauerstoff löst sich bis in eine Steighöhe von rund 30 m. Der maximal mögliche Durchsatz betrug 4.5 Tonnen Sauerstoff pro Tag (Stadelmann, Joller & Imboden 1984) (System TANY-TARSUS).

Mitte Oktober des gleichen Jahres wurde zunächst ein Diffusor tiefer gesetzt (64 m) und Anfangs 1987 nochmals drei weitere. Dadurch konnte jeweils eine Verbesserung der Sauerstoffversorgung in den tiefsten Region erzielt werden (Stadelmann/ Umweltschutzamt Kt. Luzern, pers. Mitt.).

Zwischen 1986 und 1990 kam es jeweils im Frühjahr zu einem Felchenbrütlingssterben (Gattung *Coregonus*, Grösse 3-4 cm), vermutlich als Folge einer 260 bis 300 %igen Sauerstoffübersättigung ("Gasblasenkrankheit") (Stadelmann, unpubl.). Dieses Phänomen wurde jedoch auch schon vor Beginn der seeinternen Sanierung wiederholt beobachtet und damals auf starke Sauerstoff- und pH-Schwankungen zurückgeführt (Anonym 1984).

1. 4. 2. Sempachersee

Auch der Sempachersee galt schon im Mittelalter als ausgezeichnetes Felchengewässer. In alten Urkunden wurde der Fischreichtum wiederholt erwähnt, was auf eine gute Wasserqualität und Sauerstoffverhältnisse in dieser Zeit schliessen lässt.

Die minimale Sichttiefe lag in der ersten Hälfte des 20. Jahrhundert im Bereich zwischen 3 und 2.3 m. Ab den 50er Jahren verringerte sie sich aber immer mehr. 20 Jahre später betrug die Sichttiefe bereits im Frühjahr zeitweise nur noch 1.3 m (Stadelmann 1980).

1968 wurde in Eich die erste ARA gebaut. Weitere drei Anlagen folgten in den 70er Jahren. 1977 waren aber dennoch erst 58 % der Gesamtbevölkerung im Einzugsgebiet erfasst. So konnte die Eutrophierung zwar etwas gebremst, aber keinesfalls aufgehalten werden. 1983 wurden weitere Sanierungsvorschläge wie Belüftung, Tiefenwasserableitung, Elimination punktförmiger Phosphorquellen, Aufklärung der Landwirte, Anpassung von Jauchegrubenkapazitäten und gegebenenfalls Reduktion von Viehbeständen ausgearbeitet. Der Phosphorinput konnte aber nicht kurzfristig unter die kritische Grenze von 7.5 t/Jahr reduziert werden (Gächter *et al.* 1983). So mussten seeinterne Sanie-

rungsanlagen für langfristige Betriebszeiten geplant werden. Gächter *et al.* (1983) gaben deshalb aus Kostengründen einer Tiefenwasserableitung den Vorzug. Dieser Vorschlag liess sich jedoch infolge befürchteter fischereilicher Nachteile im Seeabfluss politisch nicht durchsetzen.

1984 wurde mit dem Bau einer Begasungsstation begonnen. Wie schon beim Baldegger- und später auch beim Hallwilersee wurde die Anlage TANY-TARSUS gebaut und am 7. Juli mit einem Eintrag von 3 t O₂/Tag über 8 Diffusoren in Betrieb genommen. Im August des gleichen Jahres kam es zu einem grossen Fischsterben durch *Aphanizomenon flos-aquae* (Bürgi & Stadelmann, 1991). Am 1. Oktober wurde die Sauerstoffbegasung eingestellt. Der totale Eintrag bis zu diesem Zeitpunkt betrug 264 t O₂. Zwei Tage später wurde mit der Zirkulationsunterstützung mittels feinblasig über 8 Diffusoren eingeblasener Pressluft begonnen. Dabei wurde ein Luftdurchsatz von 340 m³/h erzielt. Dies wurde trotz des teilweisen Zufrierens des Sees im Februar 1985 bis zum 4. April aufrecht erhalten. Am 5. April wurde zunächst bis Ende Juli 2 t O₂/Tag, danach 3 t O₂/Tag ins Seewasser eingeleitet. In den folgenden Jahren wurden jeweils zwischen April und September bzw. Oktober zwischen 2.5 und 3 t O₂/Tag eingebracht. In der restlichen Zeit, d. h. von Herbst bis Frühjahr wurde mit 340 m³ Pressluft/h der See zwangszirkuliert. 1985 erfolgte dies noch feinblasig, ab dem darauffolgenden Jahr dann grobblasig jeweils über 8 Diffusoren. Einzig im Oktober 1987 wurde nochmals feinblasig gearbeitet. Da bei Baubeginn ein Teil der Diffusoren nicht an genügend tiefer Stelle im See installiert worden waren, mussten im Frühjahr 1987 zwei der acht Diffusoren tiefer gesetzt werden (Gächter & Stumm 1986, Stadelmann 1988, Stadelmann, pers. Mitt.).

1. 4. 3. Hallwilersee

Wie im Baldeggersee, so wurde auch im Hallwilersee zu Beginn des 20. Jahrhunderts ein Rückgang der Fischerträge beobachtet. Dabei handelte es sich in erster Linie ebenfalls um verminderte Coregonidenfänge, dies nach Brutschy & Güntert (1923) neben anderem als Folge des zunehmenden Eintrages von "Schmutzstoffen" durch die Zuflüsse. Es kam anscheinend dadurch zu einer Eutrophierung und als Folge davon zu einem Sauerstoffschwund im Hypolimnion. Ebenso wurde die Produktion von Schwefelwasserstoff beobachtet. Brutschy & Güntert (1923) forderten damals schon ein Verbot für das Einleiten von "Jaucheabwässern, Mosterei-, Brennereibetriebe- und Färbereiabläufen". Ebenso forderten sie die Einrichtung von Kläranlagen oder Rieselfeldern bzw. Karpfenteiche für grössere Betriebe im Seeinzugsgebiet.

In den 50er und 60er Jahren beobachtete man einen starken Anstieg des Phosphorgehaltes im See. Ab 1961 wurde dann mittels einer Gabelleitung ein grosser Teil der Abwässer aus den Anliegergemeinden vom See ferngehalten. Es folgten weitere Sanierungsstudien, bis endlich 1964 die ARA Hallwilersee bei Seengen ihren Betrieb aufnahm. Hierhin fliessen die Abwässer von insgesamt sechs Gemeinden über Hangleitungen (Märki & Schmid 1983).

Im Jahre 1985 wurde wie beim Baldegger- und Sempachersee mit dem Bau ei-

ner Sanierungsanlage (System TANYTARSUS) begonnen. Am 4. Dezember 1985 nahm sie ihren Betrieb mit dem Einleiten von grobblasiger Pressluft über 6 Düsen auf. Vom 10. Mai bis zum 31. August 1986 musste der Betrieb wegen Bauverzögerungen eingestellt werden. Ab September wurde bis zum 5. November Sauerstoff eingeblasen und danach für das Winterhalbjahr erneut auf Zirkulationsunterstützung mittels Pressluft umgestellt. Im Frühjahr 1987 bedingten Leitungsproblemen mehrfache Betriebsunterbrüche. Ab Anfang Juni wurde dann Sauerstoff zunächst über 3 Diffusoren, ab dem 11. Juni über 6 Diffusoren eingeleitet, nachdem sich gezeigt hatte, dass die bisherige Diffusorenzahl zu gering war und nicht genügend Sauerstoff ins Seewasser eingebracht werden konnte, um die Zehrung bei gewissen Wetterlagen zu kompensieren. In den folgenden Jahren wurde der Hallwilersee jeweils von Ende Mai bis Oktober mit Sauerstoff über 6 Diffusoren künstlich begast. Die Zirkulationsunterstützung im Winterhalbjahr erfolgte jeweils mit Pressluft immer über 6 Diffusoren (Stöckli/Umweltschutzamt Kt. Aargau, pers. Mitt.).

2. Material und Methoden

An dieser Stelle sollen nur allgemeine Informationen zu den angewandten Methoden wiedergegeben werden. Spezifische Informationen sind den Methodenbeschreibungen in den jeweiligen Kapiteln zu entnehmen.

2. 1. Planktonproben

Für die Planktonprobenahmen wurden unterschiedliche Netze eingesetzt. Es handelte sich dabei um folgende Typen:

- Doppelschliessnetze mit 95 μm Maschenweite und 113 cm^2 Fangfläche (Bürgi 1983).
- Einfaches Schliessnetz mit 95 μm Maschenweite und 50.2 cm^2 Fangfläche.
- Einfaches Schliessnetz nach Nansen (Downing & Rigler 1984) mit 250 μm Maschenweite und 458 cm^2 Fangfläche.
- Einfaches Netz mit 250 μm Maschenweite und 545 cm^2 Fangfläche.

Alle Netze waren so konzipiert, dass die Summe der Fläche aller Maschen grösser war als die Fläche der Netzöffnung (Fangfläche). Das Netz selber wurde mittels eines Metallrings offen gehalten. Am unteren Ende der Netze war ein Trichter mit Hahn befestigt. Welcher der beschriebenen Netztypen jeweils zum Einsatz kam, ist bei jeder Versuchsbeschreibung vermerkt. Die Netze mit 95 μm Maschenweite waren ursprünglich für den Fang kleiner Zooplankter optimiert worden. In Ermangelung anderer Proben musste jedoch notgedrungen und ungeachtet der Tatsache, dass sich grosse Arten damit nicht optimal fangen liessen, mit diesem Datenmaterial gearbeitet werden. Um einen Eindruck von der Fängigkeit dieser verschiedenen Netze zu erhalten, wurden spezielle Vergleichsfänge durchgeführt. Dazu wurden nachts nacheinander an derselben Stelle (Stelle A, Abb. 2) im Hallwilersee je drei Planktonzüge genommen und einzeln auf ihren Gehalt an *Chaoborus flavicans* und *Leptodora kindtii* überprüft. Auf diese Weise konnte ein Fängigkeitsindex für jedes Netz und für beide Arten ermittelt werden. Zusätzlich zu den normalerweise verwendeten Netzen wurde noch ein weiteres mit 250 μm Maschenweite, aber der gleichen Eintrittsöffnung wie das 95 μm Netz in den Vergleich miteinbezogen.

Die mit Gewichten beschwerten Netze wurden mittels eines kleinen, handbetriebenen Krans vom Boot aus bedient. Der Kran war in speziellen Halterungen seitlich an der Bordwand befestigt. Ausser für Stufenfänge wurden die Netze jeweils so weit in die Tiefe gelassen, bis das Aufsetzen des am Netztrichter befestigten Gewichtes auf dem Sediment feststellbar war. Nach einer kurzen Pause von wenigen Sekunden wurden sie mit einer Geschwindigkeit von rund 0.8 m/s wieder an die Seeoberfläche hochgezogen.

2. 1. 1. Ergebnisse der Netzteste

Wie erwartet waren nicht alle Netze gleich fängig. Die grösste Abundanz liess sich bei *Leptodora* mit dem grossen 250 μm Netz ermitteln. Dagegen wurden die meisten *Chaoborus*-Larven mit dem 95 μm Netz gefangen (Tab. 2 a und 2 b).

Tab. 2 a: Gleichzeitig mit verschiedenen Netzen ermittelte Individuendichten [Ind./m²] von *Leptodora kindtii* im Hallwilersee.

Wiederholung	95 µm 113 cm ²	250 µm 113 cm ²	250 µm 545 cm ²	Schliessnetz 458 cm ²
1	1238.9	973.5	1284.4	567.7
2	1504.4	1858.4	1486.2	764.2
3	885.0	1238.9	1743.1	1026.2
Ø	1209.4	1356.9	1504.6	786.0
Standardabw.	310.8	454.1	229.9	230.0

Tab. 2 b: Gleichzeitig mit verschiedenen Netzen ermittelte Individuendichten [Ind./m²] von *Chaoborus flavicans* im Hallwilersee.

Wiederholung	95 µm 113 cm ²	250 µm 113 cm ²	250 µm 545 cm ²	Schliessnetz 458 cm ²
1	2920.4	2743.4	3321.1	1397.4
2	2831.9	3451.3	2128.4	1375.5
3	3274.3	2654.9	2880.7	1200.9
Ø	3008.8	2949.9	2776.8	1324.6
Standardabw.	234.1	436.5	603.1	107.7

Eine Varianzanalyse (F-Test) ergab, dass sich die Varianzen der Abundanzen von Schliessnetz und grossem 250 µm Netz bei beiden Arten signifikant unterschieden (Signifikanzschranke 5 %). Somit konnten die ermittelten Werte paarweise mit dem Lord-Test (Lozán 1992) verglichen werden. Einzige Ausnahme davon bildete das oben beschriebene Wertepaar Schliessnetz/grosses 250 µm Netz. Hier erfolgte der Vergleich mit dem Welch-Test (Lozán 1992). Aus diesen Vergleichen ergab sich ein signifikanter Unterschied (Signifikanzschranke 5 %) in der Fängigkeit folgender Netze: Bei *Leptodora kindtii* zwischen dem grossen 250 µm Netz und dem Schliessnetz, bei *Chaoborus flavicans* zwischen dem 95 µm Netz und dem Schliessnetz, sowie dem 250 µm Netz und dem Schliessnetz. Bei allen anderen Vergleichspaaren konnte dagegen kein gesicherter Unterschied festgestellt werden. Bei den drei gefundenen Differenzen war jeweils das Schliessnetz beteiligt. Es hatte immer eine geringere Fängigkeit als die anderen Netze. Es darf daher angenommen werden, dass dieses Netz die beiden Arten eher schlechter fängt als die anderen drei Typen. In Ermangelung anderer Probenmaterials mussten die mit diesem Netz in früheren Jahren gesammelten Zooplanktonorganismen dennoch in die Arbeit miteinbezogen werden.

2. 2. Konservierung, Aufbewahrung und Auswertung der Proben

Die Planktonproben wurden nach dem Fang in 2.5 dl Glasflaschen abgefüllt, mittels wenig Formol (36 %) abgetötet und in einer rund 4 %igen Lösung vor-

übergehend aufbewahrt. Die meisten anderen Proben wurden in ähnlicher Art und Weise abgetötet und ebenfalls in 4 % Formollösung konserviert (Ausnahmen sind speziell vermerkt). Die Proben wurden bei Raumtemperatur gelagert. Zur Auswertung wurden sie in einem feinen Sieb (Maschenweite 95 µm) mit Wasser gewaschen und anschliessend in einer Zählchale mit der Hilfe eines Stereomikroskops Wild M5A ausgezählt. Im Anschluss an die Auswertung wurden sie wiederum mit dem gleichen Sieb eingeengt und in GLASS VIALS™ von PACKARD® in 4 % Formollösung bei Raumtemperatur archiviert.

2. 3. Datenauswertung

Alle Daten wurden mit der Hilfe eines Computers ausgewertet. Es wurde in erster Linie mit folgenden Programmen gearbeitet:

- Datenverarbeitungs- und Statistikprogramm: EXCEL
- Graphikprogramme: EXCEL und DELTA GRAPH
- Zeichnungsprogramm: CANVAS und MAC LINK
- Schreibprogramm: WORD

2. 4. Chemische- und physikalische Datenerhebung

Die Erhebung der meisten chemischen und physikalischen Parameter erfolgten beim Baldegger- und Sempachersee durch Mitarbeiter des Seenforschungslaboratoriums Kastanienbaum, beim Hallwilersee durch Mitarbeiter des Amtes für Gewässerschutz des Kantons Aargau, alles im Rahmen der Routineuntersuchungen dieser Gewässer. Einzig im Herbst 1990 wurden zusätzliche Temperatur- und Leitfähigkeitsmessungen im Hallwiler- und Sempachersee durchgeführt. Diese erfolgten mit einem Oxytester nach Ambühl (1960). Alle anderen Temperatur-, Leitfähigkeits- und Sauerstoffdaten im Hallwilersee wurden mit einem Hydropolytester HPT 77 der Firma A. Züllig (Rheineck, Schweiz) erhoben, diejenigen der beiden anderen Seen mit einer OTS-Sonde der Firma Meerestechnik Elektronik GmbH (Drappenkampe bei Kiel, Deutschland). Zusätzlich wurde der Sauerstoff mit der Methode nach Winkler (Alsterberg 1926) bestimmt.

UNTERSUCHUNGEN AN *CHAOBORUS FLAVICANS*

3. 1. Populationsdynamik der Larven von *Chaoborus flavicans*

Die Larven von *Chaoborus flavicans* zeigen ein ausgeprägt diurnales Verhalten. Sie verbringen den Tag im Seesediment oder knapp darüber. Nach Einbruch der Nacht steigen sie ins Epilimnion auf, um dort zu fressen und lassen sich vor Tagesanbruch wieder ins untere, oft anoxische Hypolimnion zurücksinken (Berg 1937, Stahl 1966).

Durch die Fähigkeit, während bis zu 18 Tagen unter anaeroben Verhältnissen überleben zu können (Sikorowa 1966), ist diese Art prädestiniert für Gewässer mit mehr oder weniger sauerstofffreien Tiefenbereichen. Sie kann sich dadurch zumindest zeitweise dem Selektionsdruck von Prädatoren, die ihr nicht in diese sauerstoffarmen Zonen folgen können, entziehen. So wurden besonders in solchen teilweise sauerstoffarmen Gewässern sehr grosse Individuendichten beobachtet (Ambühl 1987).

Durch die seeinternen Massnahmen in den drei hier untersuchten Schweizer Mittellandseen wurde eine verbesserte Sauerstoffversorgung insbesondere der bis anhin grösstenteils anaeroben Tiefenwasserbereiche angestrebt. Dies wäre die Voraussetzung gewesen, dass Fische als vermutlich wichtigste Prädatoren von *Chaoborus flavicans* ganzjährig ins künstlich aerobe Hypolimnion vordringen konnten. Ob diese Lebensraumerweiterung zu einer merklichen Dezimierung der Populationen der Büschelmücken führte, war ein Ziel dieser Untersuchung.

3. 1. 1. Material und Methoden

3. 1. 1. 1. Planktonfänge

Um repräsentative Proben der Gesamtpopulation zu erhalten, mussten die Tiere in der Nacht gefangen werden, da sich die meisten Individuen dann im freien Wasser aufhielten. Dazu wurden die Larven 1990 an drei verschiedenen Stellen (Stellen A, B und C, Abb. 2) und 1991 jeweils nur noch an der tiefsten Stelle (Stelle A, Abb. 2) im Hallwiler- und Sempachersee nachts gefangen. Dabei kam ein Planktonnetz mit 545 cm² Fangfläche und 250 µm Maschenweite zum Einsatz. An jedem Datum wurden vier Wiederholungen durchgeführt und einzeln ausgezählt.

1985 hatten Mitarbeiter der EAWAG Dübendorf im Rahmen anderer Untersuchungen Stufenfänge im Hallwilersee durchgeführt. Dazu waren im Abstand von rund 4 Stunden von verschiedenen Tiefenstufen jeweils zwei Schliessnetzzüge (Fangfläche 113 cm², Maschenweite 95 µm) genommen und je Tiefenstufe als Mischprobe in 4 % Formaldehydlösung abgetötet und konserviert worden. Dies sind die einzigen Planktonproben, die vor dem Beginn der internen Sanierung nachts gefangen wurden. Um sie bezüglich der Häufigkeit von *Chaoborus flavicans* mit denjenigen von 1990 und 1991 vergleichen zu können, wurden die

drei Nachtproben über die ganze Seetiefe zu einer einzigen Sammelprobe zusammengefasst.

3. 1. 1. 2. Echogramme

Wegen der sehr hohen Auflösung der Echolote, welche in der Fischereibiologie verwendet werden, lassen sich als Nebenprodukt auch die Larven von *Chaoborus flavicans* erfassen. Das reflektierte Signal ihrer der Tarierung dienenden Gasblasen kann bei einigen Geräten digital auf Band aufgezeichnet werden und ist somit jederzeit im Labor reproduzierbar.

Seit 1986 hatten Mitarbeiter des Seenforschungslaboratoriums Kastanienbaum/ Fachbereich Fischerei im Hallwilersee solche Echolotaufnahmen kurz vor der Coregonidenlaichzeit durchgeführt. Dies erfolgte mit einem Echolot der Firma BioSonic in Seattle. Die technischen Daten dieses Gerätes finden sich in Tab. 3.

Tab. 3: Technische Daten des Echolotes 101/BioSonic

Schallfrequenz [kHz]	420.0
Pulslänge [msec]	0.5
Schallpegel [dB]	219.2 (bis 1988) 220.3 (1989/90)
Empfangsempfindlichkeit TVG ₄₀ [dB]	- 168.3 (bis 1988) - 168.6 (1989/90)
Empfangsempfindlichkeit TVG ₂₀ [dB]	- 172.8 (bis 1988) - 151.1 (1989/90)
Empfangscharakteristik	40 log R/20 log R
Zweistrahlsystem	6°/15°
kalibrierter Tiefenbereich [m]	2.5 - 250 (bis 1988) 1.25 - 125 (1989/90)

Das Gerät erlaubt eine vertikale Auflösung von etwa 60 cm. Einzelobjekte konnten bis zu einer Länge von 5 mm (akustische Länge) geortet werden. Die obersten 1.5 - 2 m der Wassersäule liessen sich nicht erfassen.

Die Aufzeichnungen wurden jeweils im Abstand von 500 m in Ost-West Richtung, d. h. mehr oder weniger quer zur Längsachse des Sees jeweils über die ganze Breite gefahren. Am 22. November 1990 wurden am gleichen Abend Planktonproben mittels Netzzügen über die ganze Wassersäule gesammelt und Echogramme angefertigt. Dasjenige, welches über die Probestelle der Planktonfänge (tiefste Stelle) führte, konnte bezüglich der Dichte von *Chaoborus flavicans* geeicht werden. Dazu wurde die Signalstärke aus einer Aufzeichnung ohne *Chaoborus* (Tag) gemessen. Diese liess sich als Schwellenwert definieren und von den Signalen einer nächtlichen Aufzeichnung mit den Mückenlarven subtrahieren. Die verbliebene Signalstärke wurde segmentweise für 5 m Tiefenstufen ausgemessen. In demjenigen Segment, welches über der Planktonprobestelle (Stelle A) lag, wurden die Tiefenstufenwerte addiert und mit der Individuendichte aus den entsprechenden Planktonfängen gleichgesetzt. Aus dem Ver-

hältnis der beiden Werte ergab sich ein Umrechnungsfaktor von 14.15737, mit welchem nun in weiteren Echogrammen die *Chaoborus*-dichte bestimmt werden konnte. Die ausgeprägten Fischechos liessen sich nicht herausfiltern. Da sie aber im Verhältnis zur Vielzahl der *Chaoborus*-Echos selten waren, ist dieser Fehler als sehr gering zu werten. Echos anderer Planktonorganismen konnten dagegen zusammen mit dem Hintergrundrauschen ausgefiltert werden.

Zur Rekonstruktion der *Chaoborus*-Abundanzen wurden jeweils die drei der Stelle A am nächsten gelegenen Echogramme ausgewertet. Bei allen drei Aufnahmen wurden die uferseitigen Segmente unberücksichtigt gelassen und nur die restlichen bezüglich der Larvenabundanzen ausgewertet. Aus diesen Segmentwerten konnte dann für jedes Jahr die mittlere Individuendichte gegen Ende November errechnet werden.

3. 1. 2. Ergebnisse Hallwilersee

3. 1. 2. 1. Planktonfänge

Die ersten verfügbaren Planktonfänge aus dem Hallwilersee stammten vom 29. Mai 1985. Die Dichte von *Chaoborus flavicans* lag zu diesem Zeitpunkt bei über 570 Individuen/m². Drei Wochen später war die Dichte schon auf mehr als das Vierfache angestiegen (Abb. 4). Vermutlich lag der erste Emergenzschub in diesem Jahr in der letzten Mai- bzw. der ersten Juniwoche. So handelte es sich bei den meisten Mitte Juni vorgefundenen Tieren um die ersten Junglarven der neuen Generation. Weitere drei Wochen später (10. Juli) war dann die Population wieder auf ein ähnliches Niveau wie vor dieser kurzzeitigen starken Zunahme gesunken. Bis zum Herbst wurden dann immer etwa gleich viele Individuen gefangen (Abb. 4). Die beobachteten Schwankungen dürften auf zu geringe Probenumfänge und allfällige Schwarmbildungen zurückzuführen sein.

1990 konnte im Hallwilersee aus technischen Gründen erst im Herbst mit den Probenahmen begonnen werden. Am 22. November wurden die ersten Nachtfänge durchgeführt. Zu diesem Zeitpunkt lebten nurmehr grosse L₄-Larven im See. Mit nur 110 Individuen/m² war die Individuendichte im Plankton zu diesem Zeitpunkt gering (Abb. 4). Bis in den April des folgenden Jahres wurden weiterhin nur wenige Larven im Plankton gefunden. Am 20. Dezember konnte sogar an keiner der zu diesem Zeitpunkt beprobten Stellen auch nur ein einziges Exemplar erbeutet werden. Wie auch schon Parma (1971) beobachtete, lebt anscheinend ein nicht unbedeutender Teil der Population während der kalten Jahreszeit im Sediment (vergl. Kapitel 3. 3) und taucht somit in den Planktonproben nicht auf. Er postulierte, dass das 3. und 4. Larvenstadium im Herbst und Winter mehr oder weniger benthisch lebt. Vermutlich wandert die Art bei genügender Sauerstoffversorgung im Winter nur unbedeutend und verlässt das Sediment höchstens kurzzeitig, um zur Restauration der Sauerstoffreserven wenige Zentimeter über den Gewässergrund aufzusteigen. Anscheinend reichen die bis zum Herbst angesammelten Nährstoffreserven bis zum Frühjahr aus.

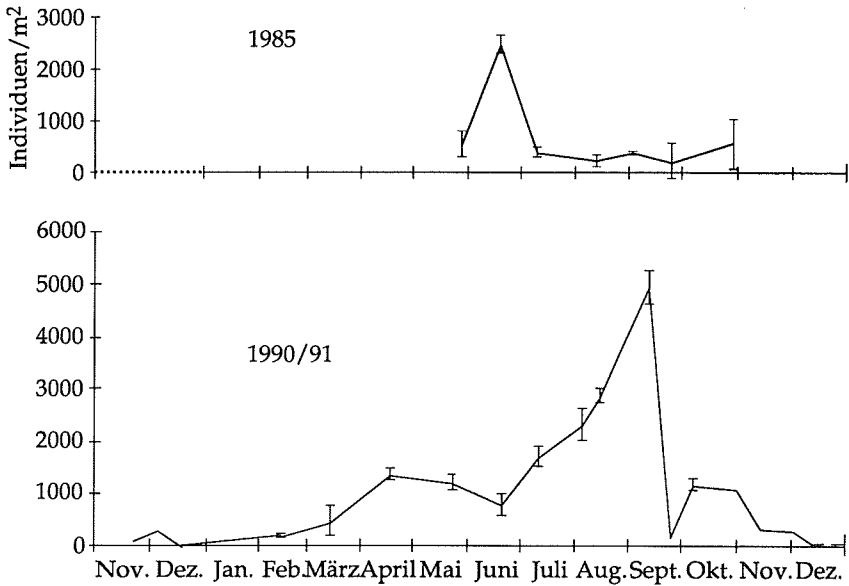


Abb. 4: Populationsdynamik von *Chaoborus flavicans* im Hallwilersee in den Jahren 1985 (oben) und 1990/91 (unten).

Ab April änderte sich dann aber das Bild. So konnte am 18. April bereits eine Abundanz von beinahe 1400 Individuen/m² gefunden werden. In der Folge nahm sie dann aber wieder kontinuierlich bis zum 20. Juni leicht ab. Dies vermutlich einerseits als Folge eines gewissen Frassdruckes durch Prädatoren. Andererseits wurden aber zu diesem Zeitpunkt auch die ersten Imagines gefunden, d. h. die Larvendichte dürfte auch auf Grund emergierter Adulttiere abgenommen haben (vergl. Kapitel 3. 5). Da diese sehr bald Eier legten und kurze Zeit später daraus Junglarven schlüpften, konnte am 11. Juli bereits eine erhöhte Zahl von Larven gefunden werden. Im weiteren Jahresverlauf erhöhte sich die Individuenzahl, da immer mehr Junglarven schlüpften. Mitte September 1991 war die Abundanz am höchsten. Erstaunlicherweise kam es gegen Ende dieses Monats zu einem grossen Zusammenbruch. Da am 7. Oktober wieder eine grössere Zahl von Individuen gefangen wurden, könnte diese einmalige, sehr ausgeprägte Baisse auf die Ende September erstmals durchgeführten Stufenfänge zurückgeführt werden. Für diese musste mit einem anderen Netz gearbeitet werden, welches etwas weniger fängig war als das bis anhin verwendete (vergl. Kapitel 2. 1. 1.). Ab dem 31. Oktober wurde erneut mit diesem Schliessnetz gearbeitet. Trotzdem wurden erheblich mehr Tiere gefunden als am 25. September. Die Menge lag dabei in der Grössenordnung der Fänge vom 7. Oktober, obwohl an jenem Datum das normale 250 µm/545 cm²-Netz zum Einsatz gekommen war.

Ab Mitte November konnten, ähnlich wie schon im Vorjahr beobachtet, nur geringe Dichten gefunden werden. Auch in diesem Winter bestätigte sich somit die Vermutung, dass *Chaoborus* im Winterhalbjahr nur in geringer Zahl im Plankton auftritt und zu dieser Zeit häufiger im oder knapp über dem Sediment verharret.

3. 1. 2. 2. Rekonstruktion der Abundanz mittels Echolotaufnahmen

Im November 1986 wurde die höchsten *Chaoborus*-Dichten in den Echogrammen gefunden. Mit über 300 Individuen/m² lag sie rund doppelt so hoch wie in den beiden folgenden Jahren. 1989 wurden dann nochmals erheblich weniger Tiere gefunden als bei den früheren Erhebungen. Gleichzeitig mit der Abundanzabnahme verschob sich die winterliche 4 mg O₂/l Grenze um 15 m in die Tiefe (Abb. 5). Wurde im Winter 1986/87 erst oberhalb von 30 m dieser gemäss schweizerischem Gewässerschutzgesetz wichtige Wert erreicht, so liessen sich zwei Jahre später auch auf 45 m die entsprechenden Sauerstoffmengen messen.

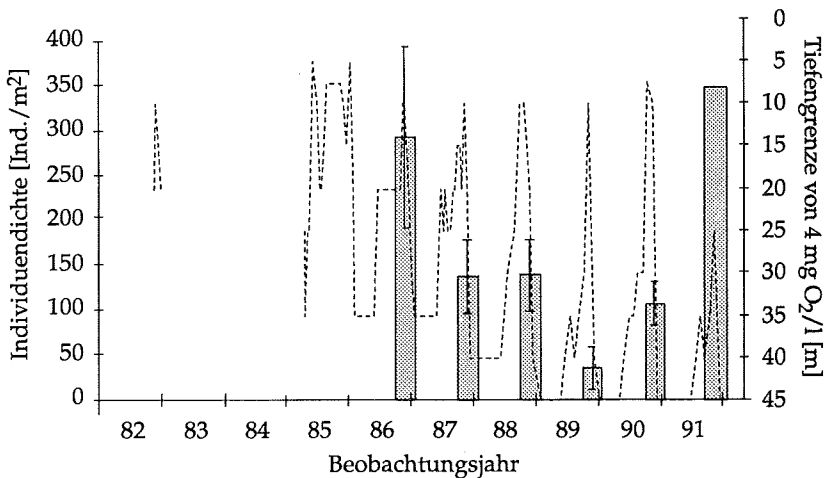


Abb. 5: Abundanzen von *Chaoborus flavicans* im November der Jahre 1986 - 1990 (Echolotdaten) und 1991 (Planktonfänge) des Hallwilersees. Der Verlauf der 4 mg O₂/l Grenze in den Jahren 1982 und 1985 - 1991 ist gestrichelt dargestellt.

Im November 1990 war die Individuendichte im Vergleich zum Vorjahr wieder angestiegen, ohne allerdings die Abundanzen von 1987 und 88 zu erreichen. Die Sauerstoffversorgung hatte sich dagegen im Vergleich zu 1989 nur wenig verändert.

1991 waren keine Echolotdaten verfügbar. Deshalb wurden für dieses Jahr die Planktonfänge von Mitte November als Vergleichsgrösse genommen (vergl. Kapitel 3. 1. 2. 1.). Erstaunlicherweise war die Individuendichte in diesem Jahr

erneut sehr hoch. Mit knapp 350 Individuen/m² wurden sogar noch mehr Tiere gefunden als im ersten Beobachtungsjahr, obwohl sich die spätsommerliche 4 mg O₂/l Grenze zum ersten Mal beträchtlich in die Tiefe verschoben hatte.

3. 1. 3. Ergebnisse Sempachersee

Im Sommer 1990 wurde mit der Beobachtung von *Chaoborus* im Sempachersee begonnen. Am ersten Probenahmedatum (26. Juli) konnte nur eine einzige Larve in zwei Netzzügen gefunden werden. Dies entsprach einer Individuendichte von 9.2 Individuen/m². Im weiteren Verlauf der Untersuchung nahm die Abundanz allmählich zu, bis am 20. September mit 324.2 Individuen/m² der höchste Wert erreicht war (Abb. 6). Die Abundanz schwankte während den darauffolgenden Probenahmen zwischen 18.3 und 78.0 Individuen/m². Am 30. November wurden erstmals keine Larven mehr erbeutet. Im Winter und Frühjahr konnten wie schon im Hallwilersee nur sehr wenige planktische Larven gefunden werden. Die Dichte schwankte in dieser Zeit zwischen 0 und 9.2 Individuen/m² (Abb. 6).

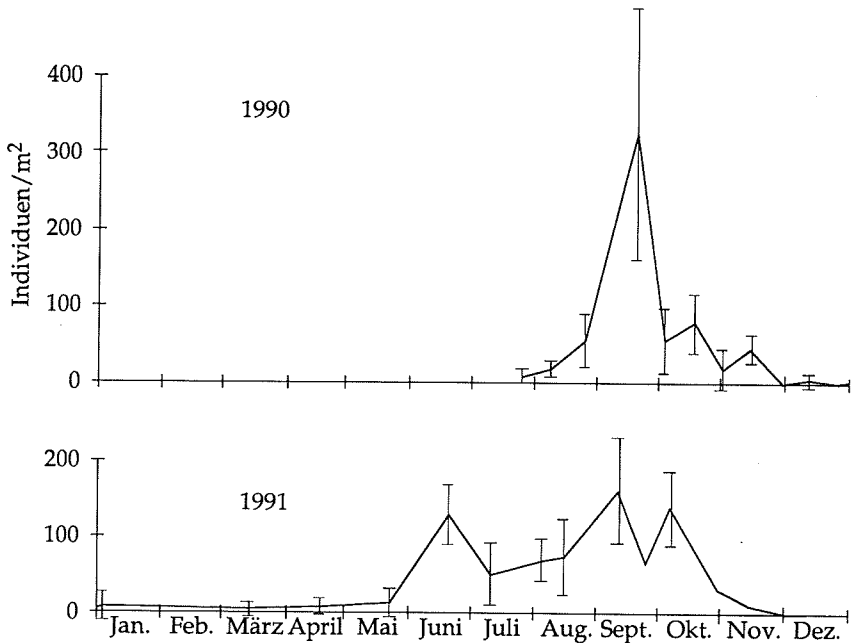


Abb. 6: Populationsdynamik von *Chaoborus flavicans* im Sempachersee in den Jahren 1990 und 1991.

Ab Ende Mai 1991 nahm die Abundanz von *Chaoborus flavicans* im freien Wasser wieder zu. Am 23. Mai wurden erstmals wieder mehr als 10 Individuen/m² gefunden. Rund einen Monat später gab es am 20. Juni mit 128.4 Individuen/m² ein erste Maximum. Während des ganzen Sommers und bis in den Herbst blieb die *Chaoborus*-Dichte dann im Bereich zwischen 50.5 und 160.6 Individuen/m². Im Gegensatz zum Vorjahr konnte kein so ausgeprägtes Abundanzmaximum mehr beobachtet werden. Im Spätherbst nahm die Individuendichte ab und im Dezember war die Art anscheinend aus dem freien Wasser um die Probenahmestelle ganz verschwunden. So konnten weder am 2. noch am 12. Dezember Larven gefangen werden (Abb. 6).

3. 1. 4. Diskussion

a) Hallwilersee

Betrachtet man die Kurven aus Abb. 4, so fällt auf, dass die Individuendichten im Hallwilersee während des Herbstes teilweise stark schwankten. Ev. liessen sich aus dieser Erkenntnis die in Abb. 5 wiedergegebenen, grossen jährlichen Unterschiede deuten. Es waren jeweils pro Jahr nur an einem einzigen Datum Echogramme aufgezeichnet worden. Zufällige, z. B. witterungsbedingte Schwankungen der Zahl der wandernden Larven könnten die gefundenen Individuenzahlen beeinflusst haben. Da nun aber für jedes Jahr nur ein einzelnes Erfassungsdatum vorlag, könnten sich solche Zufälligkeiten sehr stark ausgewirkt haben, indem möglicherweise immer wieder andere Anteile der Gesamtpopulation gefunden wurden. Dieses Problem tauchte zwar auch bei den Netzzügen auf, konnte jedoch mit den auf einen längeren Zeitraum verteilten Probenahmen teilweise umgangen werden.

Obwohl alle Echolotdaten auf ein mit Netzzügen vergleichbares Niveau gebracht worden waren, könnte die 1991 gefundene, von der fallenden Tendenz zwischen 1986 und 1990 abweichende Abundanz dennoch auch auf die unterschiedlichen Erhebungsmethoden zurückzuführen sein. Insbesondere auch, weil die Eichung mit einem anderen Netz (Maschenweite 250 µm, Fangfläche 545 cm²) erfolgte als die Probenahme, die als Referenz für 1991 diente (Schliessnetz, Maschenweite 250 µm, Fangfläche 458 cm²). Wird das abweichende Jahr 1991 ausser Acht gelassen, scheint es, dass als Folge der internen Sanierung die Population von *Chaoborus flavicans* im Hallwilersee kleiner geworden ist.

b) Sempachersee

Über die Häufigkeit des Auftretens von *Chaoborus flavicans* im Sempachersee vor dem Beginn der seeinternen Massnahmen liegen keine Daten vor. Die Art wird auch in der Planktonliteratur dieses Sees nirgends erwähnt. Es ist zu vermuten, dass sie zumindest in der zweiten Hälfte des 20. Jahrhunderts im freien Wasser nur in geringer Dichte auftrat. So wurde ihr wohl in der Annahme, sie sei für den See von untergeordneter Bedeutung, keine Beachtung geschenkt. Es ist kaum anzunehmen, dass *Chaoborus* im Sempachersee vor dem

Beginn der Untersuchungen nicht vorhanden war. Da diese Mückenlarve insbesondere in eutrophen Seen gefunden wird (Saether 1972), wäre zu erwarten gewesen, dass sie auch im Sempachersee im Laufe der Eutrophierungsphase in immer grösserer Individuendichte auftreten würde. Ev. hat hier die recht grosse Seetiefe von bis zu 87 m einen negativen Einfluss auf die Entwicklungsmöglichkeiten gehabt und so verhindert, dass sich eine grössere Population entwickeln konnte. Diese Hypothese würde auch die Tatsache stützen, dass die Art etwa im Vierwaldstättersee in flacheren Seeteilen (Alpnachersee, abgegrenzter Teil des Vierwaldstättersees) häufiger auftritt als in benachbarten, wesentlich tieferen (Bürgi EAWAG Dübendorf, pers. Mitt.). Oder aber die Individuenzahl wurde durch den Frass der sehr grossen Fischpopulation im Sempachersee stark unterdrückt.

Es fällt auf, dass *Chaoborus* im Sempachersee eine etwa um den Faktor 10 geringere Individuendichte aufwies als im Hallwilersee. Eine mögliche Erklärung dieses Phänomens könnte die erheblich längere Periode liefern, in welcher der Hallwilersee im Vergleich zum Sempachersee schon eine anaerobe Tiefenschicht besitzt. Die unterschiedliche Abundanz lässt sich, wie oben erwähnt aber ev. auch auf die beinahe doppelt so grosse Tiefe des Sempachersees zurückführen. Unter Umständen hat auch der erheblich grössere Fischbestand des Sempachersees (pers. Mitt. Stadelmann/Umweltschutzamt Kt. Luzern und Meng/ Seenforschungslaboratorium Kastanienbaum) einen starken Einfluss auf die Population der Mückenlarven. Seit dem Beginn der seeinternen Massnahmen hat sich die Sauerstoffsituation im Hypolimnion stark verbessert. Fische können den Larven bis in grössere Tiefen folgen (vergl. Kapitel 6), wodurch diese einem stärkeren Frassdruck ausgeliefert sind. Hier müssten weitere Untersuchungen in unbehandelten, ähnlichen Seen mit unterschiedlicher Fischdichte Aufschluss geben.

3. 2. Horizontale Inhomogenität der Larven von *Chaoborus flavicans*

Für die folgende Untersuchungen wurde die Hypothese einer direkten Abundanzbeeinflussung von *Chaoborus flavicans* durch die Begasungsanlage untersucht. Als beeinflussender Faktor müssten etwa die von den aufsteigenden Gasblasen verursachten Druckwellen, welche die Larven zur gezielten Flucht veranlassen könnten, in Betracht gezogen werden. Ebenso könnte eine mögliche Inhomogenität der Fischverteilung (vergl. Kapitel 6) in Abhängigkeit der Distanz von der Belüftungsanlage einen indirekten Einfluss auf die Larven gehabt haben. Um einen allfälligen Effekt der Belüftungsanlage auf die Individuendichte von *Chaoborus flavicans* nachzuweisen, wurden im Herbst und Winter 1990 an je drei Stellen im Hallwiler- und Sempachersee (Abb. 2) Planktonfänge durchgeführt.

3. 2. 1. Ergebnisse

a) Hallwilersee

Für den Hallwilersee lagen lediglich drei Nachtproben aus dem Jahre 1990 vor. Dabei traten nur am ersten dieser drei Daten, dem 22. November, an den Stellen B und C vereinzelte Tiere in den Fängen auf. Wegen dieser geringen Zahlenmenge war es nicht möglich, eine zuverlässige Aussage über die horizontale Verteilung der Art zu machen. Es lässt sich einzig sagen, dass *Chaoborus flavicans* im Dezember 1990 an den Stellen B und C anscheinend kaum planktisch auftrat und entweder hier sehr viel seltener war oder aber zu dieser Zeit in den flacheren Zonen des Sees benthisch lebte.

b) Sempachersee

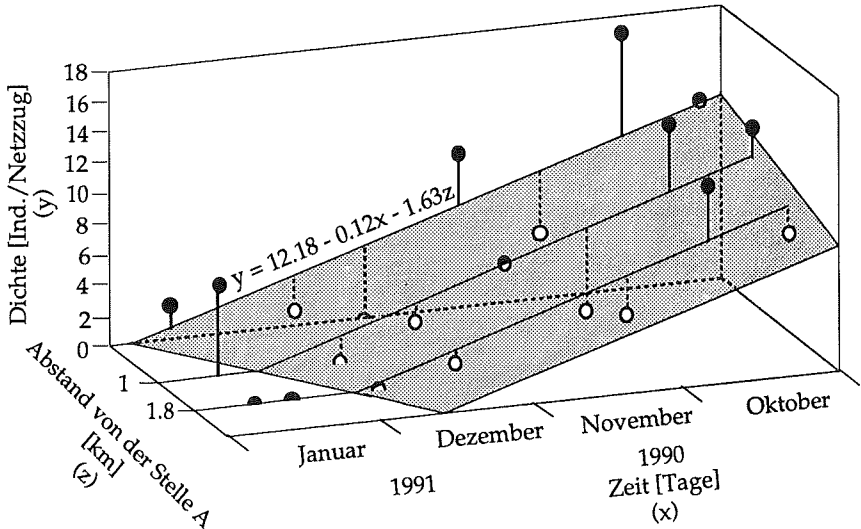


Abb. 7: Räumlich-zeitliche Dichteverteilung von *Chaoborus flavicans* im Sempachersee (1990/91) im Vergleich zur Regressionsebene. (• = gemessene Individuendichte oberhalb der Regressionsebene; o = gemessene Individuendichte unterhalb der Regressionsebene).

Im Sempachersee wurde am 4. Oktober 1990 mit der Probenahme an drei Stellen in unterschiedlichem Abstand von der Belüftungsanlage mit dem nächtlichen Fang von Plankton begonnen. Dabei wurde bei den beiden Stellen B und C eine ähnliche Dichteabnahme mit der Zeit festgestellt, wie sie schon für die Stelle A im vorhergehenden Kapitel beschrieben wurde (Abb. 7). Weiter konnte

auch eine Abundanzverminderung mit zunehmender Distanz von der Belüftungsanlage beobachtet werden. Es wurde versucht, das Verhalten der Population in Abhängigkeit von Zeit und Abstand von der Sanierungsanlage mittels einer multiplen linearen Regression zu beschreiben. Die beobachteten Dichtewerte können mit folgender Gleichung beschrieben werden (Abb. 7):

$$y = 12.18 - 0.12x - 1.63z$$

$$(r^2 = 0.582)$$

wobei x = Zeit (1 = 1. Oktober 1990) [Tage]

y = Dichte [Ind./m²]

z = Abstand von der tiefsten Stelle des Sees (Probestelle A) [km]

3. 2. 2. Diskussion

Im Sempachersee scheint die Dichte der *Chaoborus*-Population in Richtung Ufer mehr oder weniger linear abzunehmen. Ob dies eine direkte Folge des Einflusses der Sanierungsanlage ist, liess sich mit den vorhandenen Angaben aber nicht beantworten. Das Phänomen könnte in Ufernähe auch mit der schon von Siebeck (1968) für verschiedene Crustaceen beschriebenen Uferflucht gedeutet werden. Anscheinend hat jedenfalls die Belüftungsanlage keinen direkt nachweisbaren Einfluss auf die Verteilung der Art im See.

Eine mögliche Erklärung für die Akkumulation um die interne Sanierungsanlage könnte folgende Hypothese liefern: Franke (1978) beschrieb eine Überlagerung der Vertikalwanderung durch eine abendliche Horizontalbewegung in Richtung Litoral. Gegen den Morgen wanderten die Larven wieder in die Tiefe und gleichzeitig zur Seemitte. Erreichten sie den Grund, "prüften sie die Bedingungen bezüglich Temperatur, Konsistenz und anderer Faktoren" (Franke 1978) und suchten sich möglichst günstige Verhältnisse. Dies könnte zur Folge haben, dass sie auf dem zur Seemitte abfallenden Grund eher in die Richtung der tieferen Gebiete wandern und sich so im Laufe der Zeit um den tiefsten Punkt akkumulieren (Abb. 8).

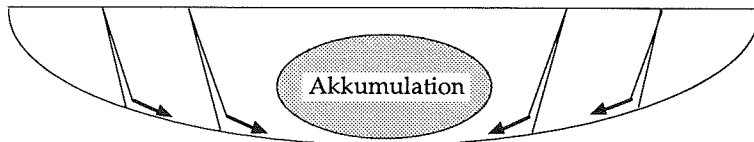


Abb. 8: Mögliche Wanderbewegungen von *Chaoborus flavicans*, die zur Akkumulation in der Gewässermitte führen könnten. Bevor die Larven sich ins Sediment eingraben, suchen sie in den untersten Wasserschichten nach möglichst günstigen Bedingungen und sinken so über dem zur tiefsten Stelle hin geneigten Grund in tiefer gelegene Gebiete ab.

3. 3. Häufigkeit der Larven von *Chaoborus flavicans* im Sediment

Die Larven von *Chaoborus flavicans* verbringen den Tag im Sediment oder knapp darüber (Franke 1978). Solange ein Gewässer eine mehrere Meter dicke, anoxische Tiefenzone hat, ist es ihnen möglich, dadurch dem Frassdruck durch Prädatoren, die ihnen bis in diese Zone nicht folgen können, zu entgehen. Falls das Ziel der Belüftung, nämlich die ausreichende Sauerstoffversorgung des gesamten Wasserkörpers, erreicht würde, hätte dies unter Umständen gravierende Folgen für die Larven in den betreffenden Seen. Zumindest diejenigen Individuen, die über dem Boden im freien Wasser schwebend den Tag verbringen, wären benachteiligt. Diejenigen Tiere, die sich in den Gewässergrund eingraben würden, erhielten dagegen einen Selektionsvorteil, falls die Sauerstoffversorgung durch die internen Sanierungsmassnahmen bis zur Sedimentoberfläche genügend hoch ist, um hier den Fischen das Jagen zu ermöglichen.

Die folgende Untersuchung soll zeigen, wie viele Larven den Tag im Sediment verbringen, und ob sich diese Anzahl während des Jahres verändert.

3. 3. 1. Material und Methoden

Da die Larven von *Chaoborus flavicans* im Benthos der drei untersuchten Seen in zum Teil sehr geringer Individuendichte vorkommen, musste ein Gerät gefunden werden, das eine möglichst grosse Sedimentfläche beproben konnte. Weiter sollte es wegen der grossen Seetiefen mit einer einzigen Verbindung zur Oberfläche bedient werden können. Mehrere Seile oder Kabel hätten sich durch die unvermeidliche Rotation des Gerätes ineinander verdrillt, wodurch ein einwandfreies Arbeiten verunmöglicht worden wäre. Weil kein entsprechendes handelsübliches Gerät diesen Anforderungen gerecht wurde, musste hierfür eines gebaut werden.

3. 3. 1. 1. Beschreibung des Probenahmegerätes

Als Grundlage diente der Sedimentgreifer nach Ekman (Downing & Rigler 1984). Dieser hat jedoch den Nachteil, dass die beiden Baggerschaufeln mit einer Feder geschlossen werden. Wegen der Grösse des geplanten Gerätes hätten derartige Federn die breiten Schaufeln kaum schliessen können, oder aber sie hätten so stark dimensioniert sein müssen, dass das Spannen schwierig gewesen wäre. Deshalb war ein Mechanismus zu finden, der den Greifer nach dem Aufsetzen auf dem Seegrund aktiv verschliessen konnte. Der prinzipiell geeignete Schliessmechanismus des Sedimentgreifers nach Smith & McIntyre (1954) über Seilzüge wäre aber zu sperrig ausgefallen. So wurde das ganze Gestänge dieses Typs weggelassen und eine Kombination der beiden Geräte (Ekman- und Smith & McIntyregreifer) gebaut (Abb. 9, 10 und 11).

Mit diesem Greifer wurden in den Jahren 1990 und 91 in monatlichen Abständen jeweils an den tiefsten Stellen der drei Seen zwei Sedimentproben gewonnen. Von jeder dieser Proben wurden rund 20 l Material abgeschöpft und am

gleichen Tag im Labor durch ein 500 μm Sieb nass eingeeengt. Dabei blieben von den zwei mal 20 l Substrat nur noch einige Milliliter übrig. Diese wurden in der Folge auf ihren Gehalt an *Chaoborus flavicans*-Larven hin untersucht. Zusätzlich wurde vor der Sedimententnahme aus dem Greifer der Deckungsgrad an *Beggiatoa spec.* geschätzt.

Im Rahmen der Untersuchung zur Tiefenverbreitung der Eier von *Leptodora kindtii* wurde auch die Dichte der Larven in unterschiedlicher Tiefe im Sediment ermittelt. Bezüglich der hier angewandten Methode vergl. Kapitel 4. 3.

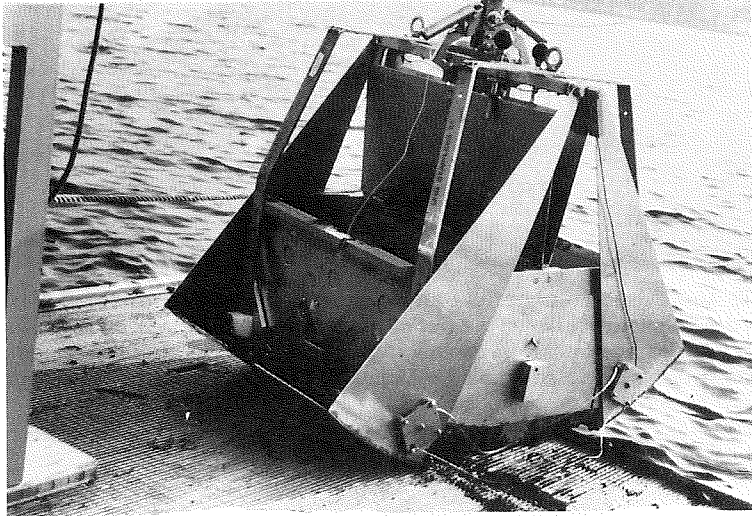


Abb. 9: Sedimentgreifer in geöffnetem Zustand. Deutlich sind die beiden ineinander stehenden Quader mit einem daran befestigten, hellen Teflonklotz sowie dem längsseitigen Schliessbegrenzer (kleines, graues Kunststoffstück) zu erkennen. Der innere Quader ist frei beweglich und kann somit bei geschlossenen Greifeschaukeln dicht nach unten abschliessen. Die Teflonklötze heben diesen inneren Quader bei geöffnetem Greifer etwas von den Schaufeln ab und minimieren so den Reibungswiderstand. An ihnen werden auch die Transportsicherungen eingehakt. Im Vordergrund sieht man an den segmentförmigen Seitenteilen der Schaufeln den Seilzug. Mit seiner Hilfe können die Schaufeln zusammengezogen werden. An den Querseiten ist eine der beiden Verschlussicherungen zwischen den mit Metallgaze (Maschenweite 200 μm) verschlossenen Drainagelöchern in der Ω -Halterung eingehängt. Über den Quadern ist die Trag- und Versteifungskonstruktion, sowie am oberen Bildrand der Auslösemechanismus zu sehen. Die beiden Deckel sind in geöffnetem Zustand arretiert.

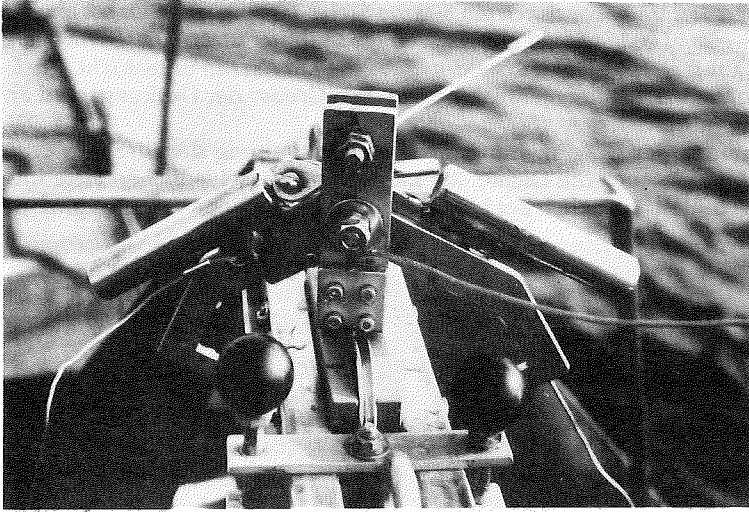


Abb. 10: Auslösemechanismus des Sedimentgreifers. Im Vordergrund sind die Griffkugeln der Splinten, mit denen die Deckel arretiert werden können, zu sehen. In der Mitte des Auslösemechanismus erkennt man die beiden Drahteile des Seilzuges. Mit den zwei seitlich nach unten führenden Drahtseilen werden die Schaufelarretierungen aus den Ω -Halterungen gezogen.

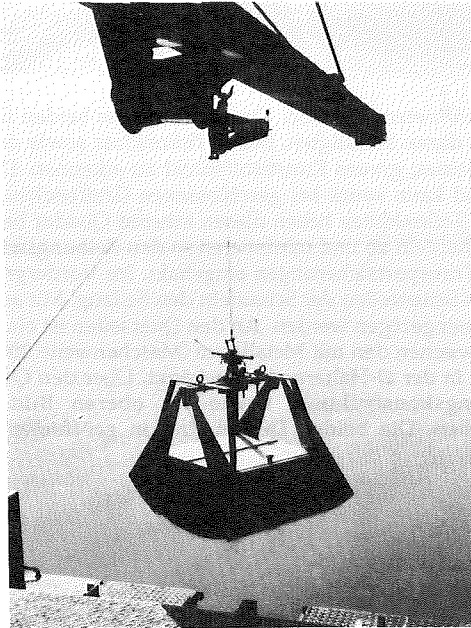


Abb. 11: Sedimentgreifer am Kran zur Probenahme bereit aufgehängt. Wenige Minuten nachdem diese Aufnahme gemacht wurde, versank das Gerät am 13. August 1991 infolge eines Drahtseilrisses im Sempachersee und konnte nicht mehr gefunden werden.

3. 3. 2. Ergebnisse

a) Hallwilersee

Wegen fehlendem oder defektem Material konnten im Hallwilersee nur gerade zwischen Ende Februar und Anfang Juni 1991 fünf Sedimentproben gesammelt werden.

Wie schon in den Planktonfängen war die Abundanz von *Chaoborus flavicans* auch im Sediment sehr gross. Am 28. Februar 1991 wurden 1460 Individuen/m² gefunden. Im Laufe der folgenden zwei Monate konnte eine beträchtliche Zunahme der im Sediment lebenden Tiere registriert werden. Im Frühjahr 1991 wurde eine maximale Anzahl von über 3400 Individuen/m² gefunden. Dieser Wert sank danach recht schnell ab (Abb. 12). Diese starke Abnahme dürfte durch die Abwanderung sich verpuppender bzw. emergierender Tiere aus dem Plankton vom Monat Juni an zu erklären sein. Da im Mai keine Sedimentproben genommen wurden, stand kein Datenmaterial für den Zeitraum zwischen der höchsten festgestellten Dichte und dem Beginn der Emergenz zur Verfügung.

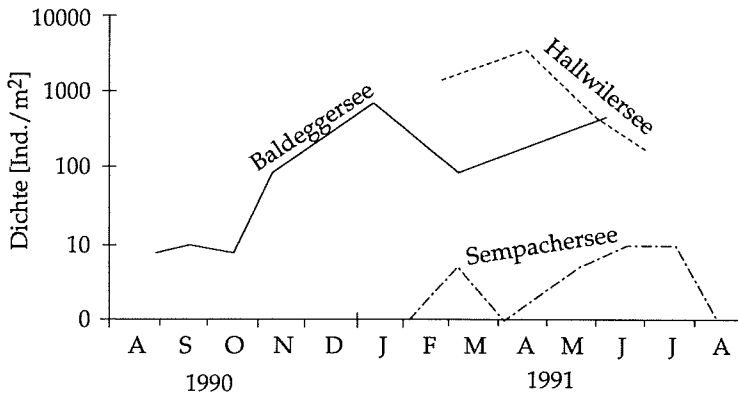


Abb. 12: Häufigkeit der Larven von *Chaoborus flavicans* in den Sedimenten der drei untersuchten Seen an den tiefsten Stellen (Hallwilersee 48 m, Baldeggersee 66 m, Sempachersee 87 m).

Die Untersuchungen zur Tiefenverteilung der Larven von *Chaoborus flavicans* im Sediment zeigten, dass sich diese hauptsächlich in den obersten 4 cm aufhielten (Tab. 4). Unterhalb dieser Tiefe konnten nur noch vereinzelt Individuen gefunden werden, ein einzelnes Tier war sogar mindestens 15 cm in den Seegrund eingegraben. Diese Befunde decken sich nur teilweise mit den Angaben von Franke (1978). Er fand zwar auch bis in 20 cm Sedimenttiefe noch Larven dieser Dipterenart. Im Gegensatz zum Hallwilersee lebte jedoch der grösste Teil der von ihm gefangenen Tiere unterhalb von 6 cm, also gerade in

jenem Bereich, in welchem hier nur mehr vereinzelt Individuen festgestellt wurden. Dies könnte mit einer unterschiedlichen Sedimentstruktur der Untersuchungsgewässer zusammenhängen.

Tab. 4: Tiefenverteilung der Larven von *Chaoborus flavicans* im Sediment des Hallwilersees.

Sedimenttiefe [cm]	Larven/l
0 - 2	5
2 - 4	68
4 - 6	5
6 - 8	
8 - 10	
10 - 15	10
15 - 20	5
20 - 25	

b) Baldeggersee

Im Baldeggersee konnte während beinahe eines Jahres die Abundanz der Larven von *Chaoborus flavicans* im Sediment gemessen werden. Dabei zeigte es sich, dass im Spätsommer nur wenige Tiere den Tage im Profundal verbrachten. Die restlichen Larven wären in dieser Zeit vermutlich im untersten Hypolimnion zu finden gewesen. Zwischen August und Oktober 1990 wurden nur gerade zwischen 7.5 und 10 Individuen/m² gefunden. Erst im Herbst stieg dann die Individuendichte deutlich an. Mitte Januar 1991 wurde mit 695 Individuen/m² die grösste Anzahl während der ganzen Untersuchungsperiode festgestellt. Einzig am 12. Juni 1991 wurden mit 470 Individuen/m² nochmals ähnliche Abundanzen erreicht wie im Januar, nachdem im März 1991 nur mehr 85 Individuen/m² festgestellt worden waren (Abb. 12). Mitte Juni 1991 wurde auch die erste Imago gesichtet (vergl. Kapitel 3. 5.). Ab diesem Datum müsste als Folge der emergenzbedingten kurzzeitigen Abwanderung der Art aus dem Plankton im weiteren Jahresverlauf mit einem Dichteeinbruch gerechnet werden. Weil aber der Sedimentgreifer im August 1991 im Sempachersee verloren ging, konnte kein weiteres Probenmaterial mehr gewonnen werden.

c) Sempachersee

Wegen der geringen Individuendichte von *Chaoborus flavicans* im Sempachersee konnten hier ebenfalls nur sehr wenige Tiere im Sediment nachgewiesen werden. So wurden in der Zeit zwischen August 1990 und Februar 1991 in den Benthosproben überhaupt keine Larven gefunden. Erst Anfang März 1991 wurde das erste Tier erbeutet, was einer Abundanz von 5 Individuen/m² entsprach. Im folgenden Monat wurden wiederum keine Larven gefunden. Erst ab Ende Mai 1991 fanden sich mit einiger Regelmässigkeit jeweils einzelne Tiere, sodass für den Sommer 1991 eine Sedimentbesiedlungsdichte zwischen 5 und 10

Individuen/m² angegeben werden konnte. Bei der letzten Probenahme am 13. August 1991 wurden dagegen erneut keine Larven mehr festgestellt (Abb. 12).

3. 4. Besiedlung des Seegrundes mit *Beggiatoa spec.* und deren Einfluss auf die Larven von *Chaoborus flavicans*

Als möglicher Grund für die geringe Individuenzahl von *Chaoborus flavicans*-Larven im Sediment des Sempachersee könnte die zeitweise dichte *Beggiatoa spec.*-Besiedlung des Grundes in Frage kommen (Abb. 13). Diese Bakterienart lebt in Zonen, in denen sowohl Schwefelwasserstoff (H₂S) als auch geringe Mengen an Sauerstoff (O₂) vorhanden sind. Diese Bedingungen werden etwa auf der Oberfläche anoxischer Seesedimente, die mit sauerstoffhaltigem Wasser in Kontakt stehen, erfüllt (Ruttner 1962).

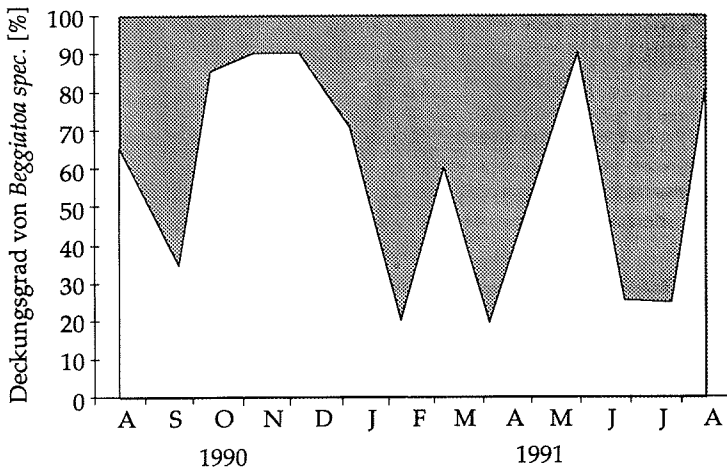


Abb. 13: Prozentuale Bedeckung der Sedimentoberfläche durch *Beggiatoa spec.* im Sempachersee an der tiefsten Stelle. (Hell = Anteil *Beggiatoa* pro Flächeneinheit)

Während der ganzen Beobachtungszeit fand sich die grösste *Beggiatoa*-Dichte im Bereich der tiefsten Stellen aller drei untersuchten Seen im Sempachersee. Insbesondere im Herbst waren zeitweise bis 90 % des Sedimentes mit einer dichten Schicht dieser Bakterien überzogen. Aber auch zu Zeiten geringerer Dichte konnte immer noch rund 20 % Deckungsgrad gefunden werden. Im Hallwilersee wurde in keiner der Sedimentproben *Beggiatoa* gefunden. Dieser Organismus scheint hier noch nicht bis in die tiefsten Regionen vorgedrungen zu sein, findet sich aber in höher gelegenen Regionen des Gewässergrundes (Stössel, EAWAG Dübendorf, pers. Mitt.). Dagegen war aber wie beschrieben die Dichte der *Chaoborus*-Larven sowohl im nächtlichen Plankton als auch während des Tages im Sediment erheblich höher.

Im Baldeggersee, wo zeitweise ein geringer Deckungsgrad von maximal 20 % *Beggiatoa* gefunden wurde (Abb. 14), waren die Larven erheblich häufiger im Sediment anzutreffen als im Sempachersee (vergl. Kapitel 3. 1. 3.). Es wurde aber nicht die grosse Dichte des Hallwilersees erreicht. Da aus diesem See keine neueren, nachts gefangenen Planktonproben vorlagen, war bezüglich des Einflusses auf die Gesamtzahl der Larven in diesem See keine Aussage möglich.

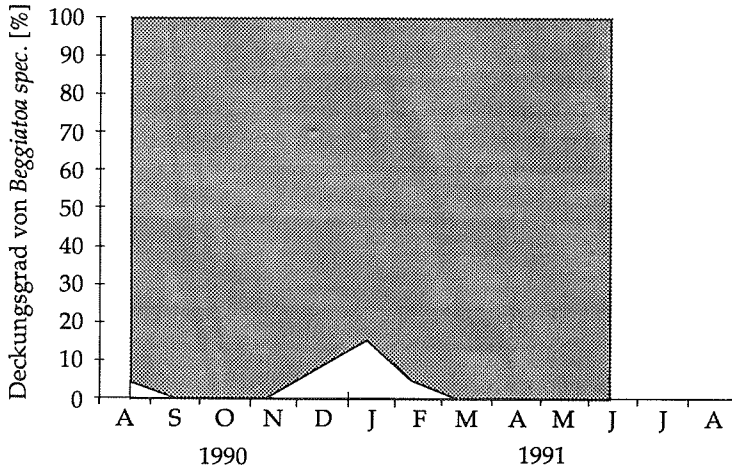


Abb. 14: Prozentuale Bedeckung des Sedimentes durch *Beggiatoa spec.* im Baldeggersee an der tiefsten Stelle. (Hell = Anteil *Beggiatoa* pro Flächereinheit).

3. 4. 1. Diskussion

Das teilweise dichte *Beggiatoa*-Geflecht auf der Sedimentoberfläche hindert möglicherweise die Larven von *Chaoborus flavicans* am Eingraben. In Seen mit starker *Beggiatoa*-Besiedlung werden sie jedenfalls nicht oder nur ganz vereinzelt im Sediment gefunden. Vermutlich verbringen die Tiere den Tag hier knapp über dem Grund, wo sie mit den üblichen Planktonnetzen nicht erbeutet werden konnten. Diese dichte Besiedlung des Sempacherseegrundes mit *Beggiatoa* könnte aber einen noch wesentlich weitergehenden Einfluss auf die Population haben: Die Larven, im Unvermögen, sich im Sediment zu verbergen, wurden von Prädatoren, die ihnen bis in die tiefsten Regionen folgen konnten, dezimiert.

Die Bedeckung der Sedimentoberfläche mit *Beggiatoa spec.* scheint also mit der Dichte von *Chaoborus flavicans* im Sediment negativ zu korrelieren, da bei geringer *Beggiatoa*-Bedeckung tendenziell mehr Mückenlarven im Sediment gefunden werden als bei hoher Bedeckung. Ob dies auch einen Einfluss auf die gesamte Populationsstärke hat, müssten eingehendere Untersuchungen zeigen. Aus den oben genannten Gründen müsste aber auch die Gewässertiefe mitberücksichtigt werden (vergl. Kapitel 3. 1. 4.).

3. 5. Emergenz von *Chaoborus flavicans*

Die Dipterenart *Chaoborus flavicans* verbringt als holometaboles Insekt die grösste Zeit ihres Lebens als aquatische Larve im Wasser. Zur Fortpflanzung ist sie aber gezwungen, diesen Lebensraum zu verlassen und zur Partnerfindung auszuschwärmen. Dazu steigt die Puppe an die Wasseroberfläche, wo sie je nach Temperatur zwischen 3 und 15 Tagen treibt (Parma 1971). Nach dieser kurzen Puppenperiode emergiert als letztes Stadium der Ontogenese eine Imago. Das noch weichhäutige Insekt verweilt kurze Zeit auf der Gewässer-oberfläche, wo es alle Körperanhänge vollständig entfaltet und sein Aussenskelett aushärten lässt, um darauf von der Wasseroberfläche wegzufiegen.

3. 5. 1. Material und Methoden

Zur möglichst vollständigen Dokumentation des Lebenszyklus von *Chaoborus flavicans* sollten auch die Imagines als einziges nicht aquatisches Stadium erfasst werden. Hierzu mussten die emergierenden Tiere direkt an der Seeoberfläche gefangen werden, ohne aber die diurnalen Wanderungen der noch nicht verpuppten Larven zu behindern. Bei der Suche nach geeigneten quantitativen Verfahren erwiesen sich die schwimmenden Emergenzfallen von Riederer (1981) als geeignet. Es handelte sich dabei um transparente Acrylglaspyramiden von 1 m Seitenlänge (Grundfläche: 1 m²) und einer Höhe von 1 m. An zwei gegenüberliegenden Seiten waren Schwimmkörper befestigt (Abb. 15). Die Fallen waren so dimensioniert, dass sie beim zusätzlichen Beschweren mit Gewichten (Ketten) rund 10 cm ins Wasser eintauchten und die an die Oberfläche aufsteigenden Tiere einfingen. Zusätzlich liess sich durch diese Verlagerung des Schwerpunktes unter die Wasseroberfläche eine Kenterung der Pyramiden bei starkem Seegang und grossen Windstärken verhindern.

Vorversuche ergaben, dass die Fallen, wie sie Riederer verwendet hatte, einen erheblichen Mangel aufwiesen: Wegen fehlender Belüftungsflächen bildete sich jeweils am Morgen und bei starker Sonneneinstrahlung sehr viel Kondenswasser an den Innenseiten der Wände. Dies hätte zur Folge gehabt, dass die geschlüpften Mücken beim Berühren der nassen Plexiglasscheiben dort festgeklebt und verendet wären. Beim späteren Trocknen der Fallenwände wären die toten Tiere ins Wasser zurückgefallen und somit verloren gegangen. Deshalb wurden im oberen Drittel der Pyramiden auf zwei Seiten trapezförmige Löcher ausgeschnitten und mittels eingeklebter Kunststoffgeflechte mit 0.5 mm Maschenweite wieder verschlossen. Wenn diese Massnahme die Kondenswasserbildung auch nicht verhindern konnte, so liess sie sich dennoch erheblich vermindern. Als Standort wurde die Stelle des Sees mit der grössten Tiefe gewählt und jeweils eine Falle an einer Boje befestigt (Abb. 16).

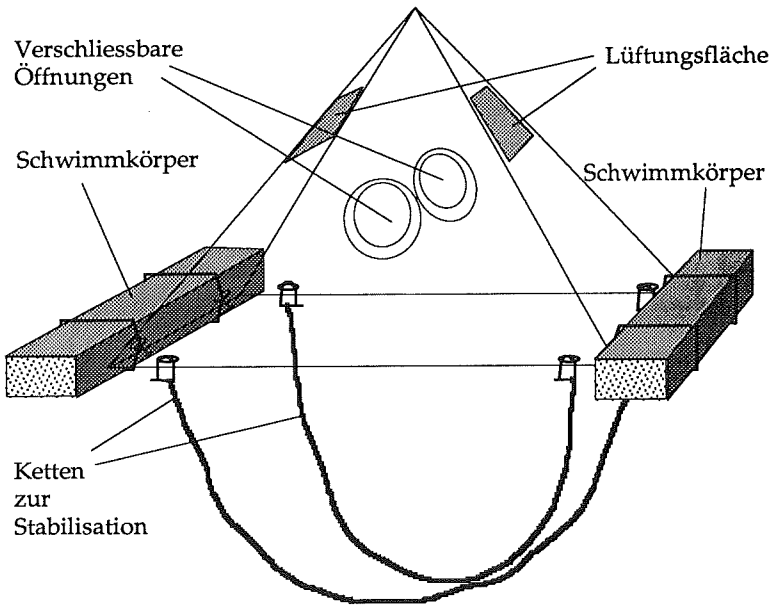


Abb. 15: Emergenzfalle aus Acrylglas nach Riederer (1981). Modifiziert mittels zweier an jeweils gegenüberliegenden Seiten angebrachter Belüftungsflächen und als Ballast an den Ecken befestigte Ketten.

Auf dem Baldeggersee schwamm eine Falle ab dem 29. Mai 1991, auf dem Hallwilersee ab dem 5. Juni 1991. Beim Sempachersee wurde wegen der geringen *Chaoborus*-dichte und des langen Anfahrtsweges auf das Ausbringen einer Falle verzichtet.

Alle gefangenen Tiere wurden ein bis zwei mal pro Woche mit Hilfe eines Exhaustors aus der Falle abgesaugt und mit Diäthyläther abgetötet. Als Folge der langen Emergenzzeit und des auch für den Baldegger- und Hallwilersee recht weiten Anfahrtsweges war ein häufigeres Leeren nicht möglich gewesen. Es muss deshalb davon ausgegangen werden, dass einzelne Mücken mangels genügend sicherer Sitzmöglichkeiten in der Falle ins Wasser zurückfielen und dort ertranken.

Eine weitere Schwierigkeit ergab sich durch das Eindringen von Spinnen in die Fallen. Diese fingen die emergierten Mücken, töteten und umspannen sie. Es wurde versucht, die Spinnen jeweils zu entfernen und die oft schon eingesponnenen Mücken trotzdem zu erfassen. Dies bereitete aber teilweise erhebliche Schwierigkeiten, insbesondere weil diese Individuen meist nur noch mit Mühe als *Chaoborus* bestimmt werden konnten.

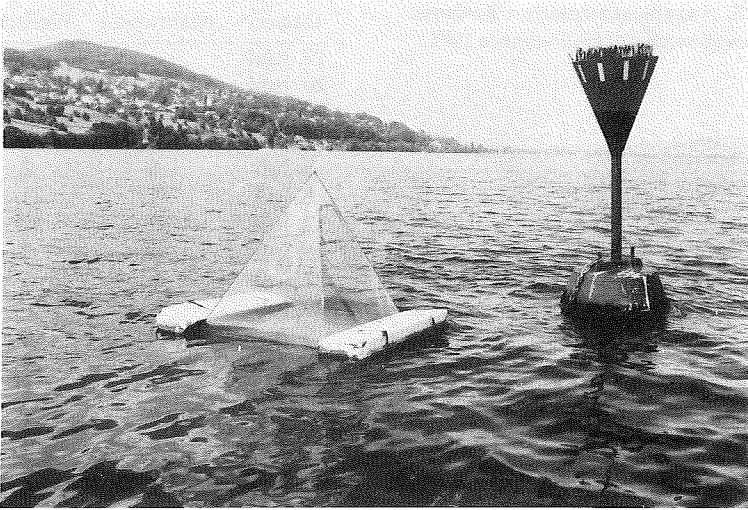


Abb. 16: Auf dem Hallwilersee installierte Emergenzfall zum Fang emergierender Imagines von *Chaoborus flavicans*, an der Probenahmeboje A (tiefste Stelle).

Im Labor wurden zunächst die eingeschleppten Spinnen entfernt. Weiter wurden alle Dipteren, die mit Sicherheit nicht zur Gattung *Chaoborus* gehörten, aussortiert. Es handelte sich dabei zur Hauptsache um kleine oder intensiv grün gefärbte Arten der Familie Chironomidae. Die verbliebenen Tiere wurden unter einem Stereomikroskop mittels des Bestimmungsschlüssels von Stresemann (1969) bis auf Gattungsniveau (*Chaoborus* oder andere Gattung) bestimmt. Die Artbestimmung der Individuen aus der Gattung *Chaoborus* erfolgte dann mit Hilfe des Schlüssels von Saether (1972). Hierbei zeigte es sich, dass alle untersuchten Individuen der Art *Chaoborus flavicans* angehörten. Dies bestätigten auch stichprobenartig vorgenommene Larvenbestimmungen, ebenfalls mit Hilfe des Schlüssels von Saether (1972). Es darf also angenommen werden, dass diese Art als einzige der Gattung *Chaoborus* im Baldegger und Hallwilersee vorkommt oder aber zumindest die weitaus häufigste ist.

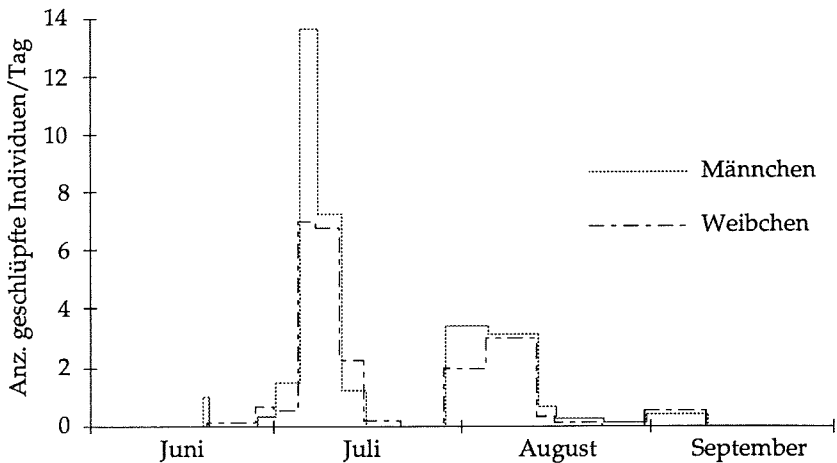
3. 5. 2. Ergebnisse

a) Hallwilersee

Am Hallwilersee wurden die ersten Imagines in der zweiten Junihälfte in den Fallen gefunden. Es handelte sich dabei ausschließlich um Männchen. Weibliche Tiere tauchten erst rund 10 Tage später auf. Die Hauptphase der Emergenz fiel in die Monate Juli und August. In dieser Zeit konnten mehrere Emergenzschübe beobachtet werden. Die letzten Tiere wurden am 10. September in den Emergenzfallen gefunden (Abb. 17).

Tab. 5: Anzahl emergierte *Chaoborus flavicans* pro m² am Hallwilersee 1991.

Datum	Männchen	Weibchen
19. Juni	-	-
20. Juni	1	-
28. Juni	-	1
1. Juli	1	2
5. Juli	6	2
8. Juli	41	21
12. Juli	29	27
16. Juli	5	9
22. Juli	-	1
29. Juli	-	-
5. Aug.	24	14
13. Aug.	25	24
16. Aug.	2	1
24. Aug.	2	1
31. Aug.	1	-
10. Aug.	4	5
18. Sept.	-	-
Total:		108

Abb. 17: Geschlechterverteilung während der Emergenz von *Chaoborus flavicans* am Hallwilersee 1991.

Auffallend ist das unterschiedliche Geschlechterverhältnis zu Beginn der beiden Hauptemergenschübe. In diesen Phasen emergierten jeweils rund doppelt so viele Männchen wie Weibchen. Rund 1¹/₂ Wochen nach dem Beginn des jeweiligen Schubes glich sich das Verhältnis der Geschlechter dann aber aus.

Kurz vor dem Ende des ersten Emergenzschubes konnte sogar ein erheblicher Weibchenüberschuss beobachtet werden (Tab. 5).

b) Baldeggersee

Am Ufer des Baldeggersees konnte schon am 12. Juni ein einzelnes Männchen am Ufer sitzend beobachtet werden. Dies also rund eine Woche bevor die ersten Tiere in den Fallen sowohl des Baldegger- als auch des benachbarten Hallwilersees auftauchten. Beim Baldeggersee konnte eine parallel zum Hallwilersee laufende, ebenfalls mehrgipflige Emergenz beobachtet werden (Abb. 18).

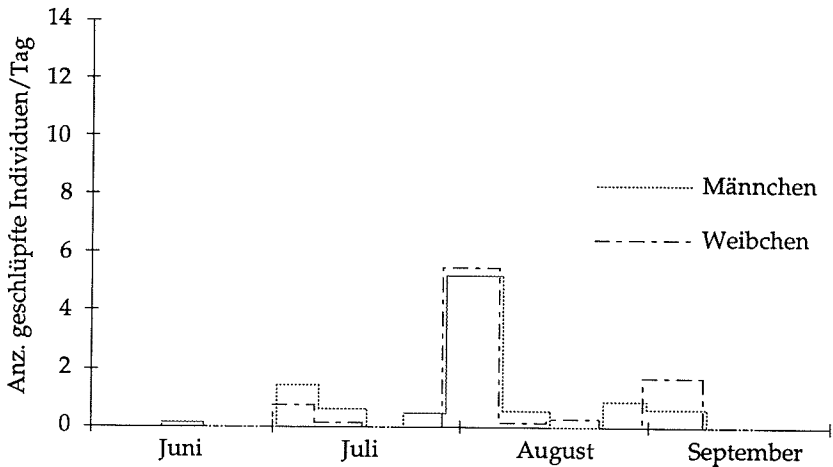


Abb. 18: Geschlechterverteilung der Imagines während der Emergenz von *Chaoborus flavicans* am Baldeggersee 1991.

Das Geschlechterverhältnis lag bei diesem See jedoch etwas anders. Beim ganzen ersten Emergenzschub war zunächst ein erheblicher Männchenüberschuss zu beobachten. Beim zweiten Schub wurden etwa gleich viele Tiere beider Geschlechter gefangen (Tab. 6). Nach einer weiteren kurzen Periode mit nur geringer Emergenz folgte ein dritter Höhepunkt. Erstaunlicherweise konnten nun aber am 10. September rund dreimal mehr Weibchen wie Männchen gefunden werden. An diesem Datum wurden in beiden Seen zum letzten Mal im Jahr 1991 adulte *Chaoborus flavicans* in den Fallen gefunden.

Tab. 6: Anzahl emergierte Männchen und Weibchen von *Chaoborus flavicans* pro m² am Baldeggersee 1991.

Datum	Männchen	Weibchen
12. Juni	-	-
19. Juni	1	-
24. Juni	-	-
1. Juli	-	-
8. Juli	10	5
16. Juli	5	1
22. Juli	-	-
29. Juli	3	-
7. Aug.	47	49
15. Aug.	4	1
24. Aug.	-	2
31. Aug.	6	-
10. Sept.	6	17
18. Sept.	-	-
Total:	82	75

3. 5. 3. Diskussion

Nach Parma (1971) sollen die Weibchen normalerweise in der Überzahl sein. Dies konnte jedoch weder im Hallwiler- noch im Baldeggersee bestätigt werden. Dagegen findet sich in seiner Arbeit ein ähnliches zeitliches Verteilungsmuster der Geschlechter wie im Hallwilersee. So stellte Parma (1971) im Frühjahr und Frühsommer einen leichten Überschuss männlicher Puppen fest und gegen Ende des Sommers einen immer grösseren Anteil weiblicher Puppen. Weiter fand er, dass die Weibchen unter Laborbedingungen eine etwas längere Entwicklungszeit bis zum Schlupf benötigen. Er postulierte, dass dieser Unterschied als Folge der tieferen Temperaturen im Freiland stärker ausgeprägt wäre als im Labor. Dies würde somit erklären, weshalb die Weibchen später auftreten als die Männchen.

Beim Vergleich des Emergenzverlaufes in den beiden Seen fällt auf, dass *Chaoborus flavicans* jeweils in mehreren Schüben emergierte. Diese Schübe fielen bei beiden Seen jeweils in die gleichen Zeitperioden. Die jeweils beobachteten maximalen Individuenzahlen lagen dabei immer rund vier Wochen auseinander. Der Versuch, dies mit der jeweiligen Wettersituation in einen Zusammenhang zu bringen, schlug jedoch fehl. Es konnte keine Korrelation mit der täglichen Niederschlagsmenge, der Temperatur oder der täglichen Sonnenscheindauer gefunden werden.

Mac Donald (1956) fand ähnliche Schwankungen bei der Emergenz von *Chaoboriden* im Viktoriasee in Ostafrika. Judd (1960) fand in einem Teich in Ontario (Kanada) ebenfalls mehrgipflige Emergenzschübe. Imagines von *Chaoborus flavicans* und *C. punctipennis* traten dort parallel in Intervallen von rund einem Monat zwischen Juni und September insgesamt viermal gehäuft auf.

1985 wies Meyer erstmals für Mitteleuropa auf einen möglichen Zusammenhang zwischen der Emergenz von *Chaoborus flavicans* und dem Wechsel der Mondphasen hin. Im Sommer 1982 konnte sie zwischen Ende Mai und Anfang Oktober insgesamt fünf Emergenzschübe bei *Chaoborus flavicans* aus dem Mindelsee (Süddeutschland) finden. Der allmonatliche Zusammenbruch der Emergenzrate fand jeweils zur Zeit des Vollmondes statt. In einer späteren Arbeit (Smukalla & Meyer 1988) wurde ein ähnliches Verhalten bei einigen weiteren emergierenden Insektenarten diskutiert.

1986 wiesen Hare & Carter für drei *Chaoborus*-Arten (*C. anomalus*, *C. ceratopogones* und *C. edulis*) aus einem westafrikanischen See auf einen klaren Zusammenhang zwischen Mondphasen und dem Emergenzverhalten hin. Auch hier konnte ein ähnliches Muster wie bei Meyer (1985) gefunden werden, d. h. in der Zeit um Vollmond wurden nur wenige Imagines gefangen. Eine Abhängigkeit zwischen Mondphasen und Abundanz der beiden letzten Larvenstadien der drei *Chaoborus*-Arten fanden Hare & Carter (1986) hingegen nicht. Sie schlossen daraus, dass die Emergenz im tropischen Opi Lake A durch die Mondphasen determiniert war.

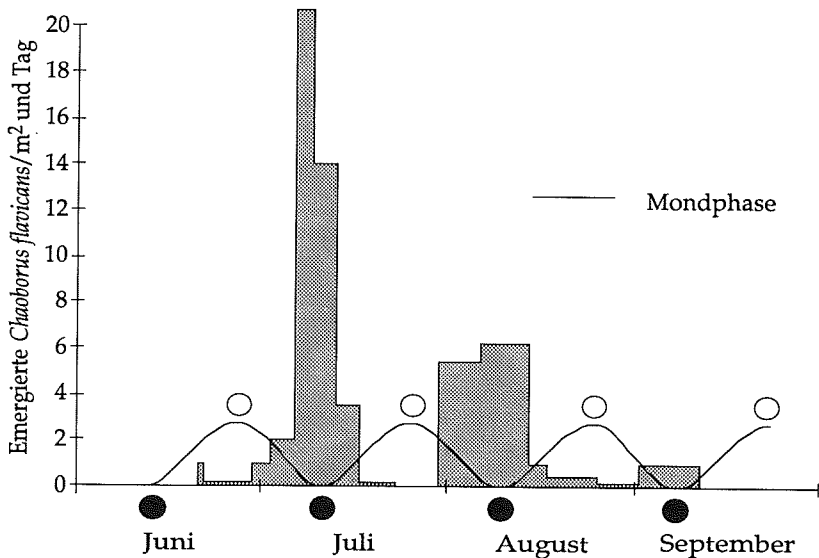


Abb. 19: Vergleich zwischen der Emergenz von *Chaoborus flavicans* und den Mondphasen im Sommer 1991 am Hallwilersee. O = Vollmond, ● = Neumond.

Auf Grund dieser Erkenntnisse wurden die Emergenzdaten aus dem Hallwiler- und Baldeggersee auf einen möglichen Zusammenhang mit den Mondphasen geprüft. Dabei zeigte es sich, dass auch in diesen beiden Seen vor und kurz nach Vollmond nur sehr wenige Tiere in den Fallen auftraten. Die Abundanzmaxima lagen aber im Gegensatz zu Meyer (1985) nicht kurz nach

Neumond, sondern zwischen abnehmendem Halbmond und Neumond (Abb. 19 und 20). Auf Grund des ersten Männchen, das zur Zeit des Neumondes am Baldeggerseeufer gesichtet wurde (vergl. Kapitel 3. 5. 2. b) kann angenommen werden, dass die erste nur schwach angedeutete Emergenzphase ebenfalls schon in einem Zeitraum lichtschwacher Nächte stattfand. Anscheinend werden demnach für die Emergenz dunkle Nächte bevorzugt.

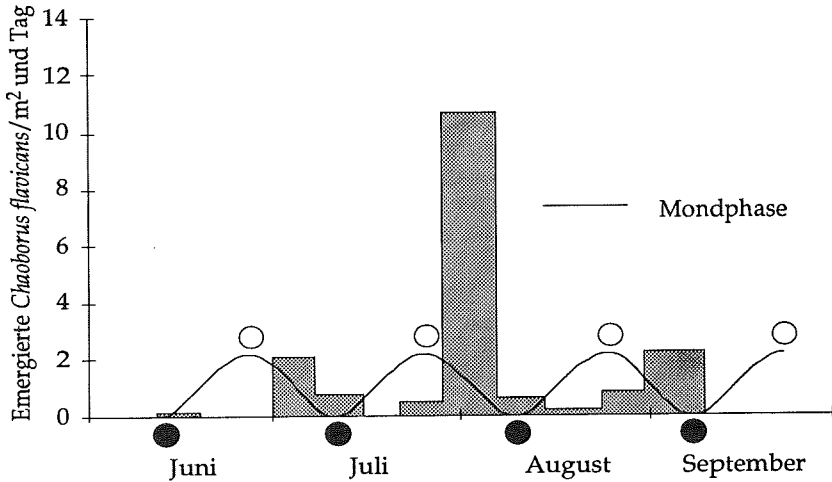


Abb. 20: Vergleich zwischen der Emergenz von *Chaoborus flavicans* und den Mondphasen im Sommer 1991 am Baldeggersee. O = Vollmond, ● = Neumond.

3. 6. Entwicklung und Wachstum der Larven von *Chaoborus flavicans*

Wenige Tage nach dem Schlüpfen der Imago aus den Puppen legen die Weibchen von *Chaoborus flavicans* nach erfolgter Kopulation ihre Eier. Es werden dabei zwischen 300 und 450 Eier abgelegt (Parma 1971 a; Strickmann 1979). Diese werden in der Form eines schwimmenden, scheibenförmigen Flosses auf die Gewässeroberfläche gelegt. Die gesamte Eiablage erfolgt, falls es zu keinen Störungen kommt, innerhalb von 5-10 Minuten (Berg 1937). Die spindelförmigen, dunkelgrauen Eier sind 0.47 mm lang und 0.14 mm breit (Parma 1971 a). Sie haben auf ihrer Oberfläche eine feine, längsverlaufende Streifung. Das Chorion ist durchsichtig und erlaubt das Beobachten des Embryos (Strickmann 1979). Bei einer anderen Art (*Chaoborus crystallinus*) schlüpfen die Larve bei 20° C nach 37 - 50 Stunden, bei 10°C nach 190 - 200 Stunden (Parma 1969). Für die Weiterentwicklung bis zur Puppe werden insgesamt vier Larvenstadien durchlaufen (Franke 1978).

Zur Dokumentation des möglichst vollständigen Lebenszyklus von *Chaoborus flavicans* sollte das Wachstum und die Entwicklung der Larven im Laufe des

Jahres erfasst werden. Als Folge der durch die Mondphasen beeinflussten Emergenz (vergl. Kapitel 3. 5.) wären unterschiedlich grosse Larven derselben Generation zu erwarten gewesen. Meyer (1985) hat in ihren Untersuchungen keine Längenmessungen an den Larven von *Chaoborus flavicans* vorgenommen. und konnte somit auch keine Aussage über disjunkte Grössenklassen machen. Dies soll hier nun für den Hallwiler- und den Sempachersee erfolgen.

3. 6. 1. Material und Methoden

Die in 4 % Formol konservierten Larven wurden mit einem Wild-Stereomikroskop M5A, welches mit einer Messvorrichtung Wild MMS 235 versehen war, vermessen. Dabei wurde bei jedem Tier die Körper- und Kopflänge registriert (Abb. 21). Als Körperlänge wurde die Distanz zwischen dem Vorderrand des Prothorakalsegments und dem Hinterrand des letzten Abdominalsegments gemessen. Die Fiederborsten wurden nicht berücksichtigt. Als Kopflänge wurde die Distanz zwischen dem Hinterrand des Epipharynx und dem Hinterrand der Kopfkapsel gemessen. Da die Cervix oft stark gedehnt war, wurde deren Länge nicht in die Messungen einbezogen. Zur Vermessung wurden die Larven auf einen Objektträger gelegt und mit etwas Wasser befeuchtet. Ohne diese Massnahme wären sie sehr schnell ausgetrocknet und in der Folge geschrumpft.

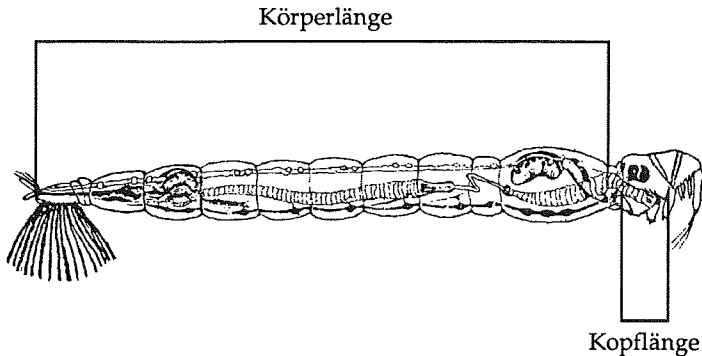


Abb. 21: Messbereiche an der Larve von *Chaoborus flavicans*

3. 6. 2. Ergebnisse

a) Hallwilersee

Die ersten vermessenen Larven stammten aus Proben vom Frühsommer 1991. Dabei konnten am 20. Juni nur L_4 -Stadien mit einer Grösse zwischen 9.38 mm und 12.04 mm gefunden werden (Mittlere Länge: 10.6 mm, Anzahl vermessene Larven: 64). Es handelte sich ausschliesslich um L_4 -Stadien. Durch die von Franke (1978) beschriebene Verfärbung alter L_4 -Larven in 4 % Formaldehyd-

lösung von transparent zu opak konnten alle Individuen als zur letztjährigen Generation gehörend identifiziert werden.

Drei Wochen später, also rund eine Woche nach dem ersten grossen Emergenzschub, konnten am 11. Juli im Hallwilersee erstmals junge Larven von *Chaoborus flavicans* gefunden werden (Abb. 22). Es handelte sich dabei um sehr unterschiedlich grosse Tiere. So wurden einerseits < 3 mm grosse Individuen gefunden, das kleinste war sogar nur gerade 2.15 mm lang. Andererseits fanden sich aber auch schon einzelne > 6 mm lange Larven. Nach Franke (1978) handelt es sich hierbei um L₃ oder sogar L₄-Stadien. Insgesamt schienen die ersten beiden Larvenstadien nur während sehr kurzer Zeit vorhanden zu sein. Am 5. August konnten nur noch Larven gefunden werden, die grösser als 4.5 mm waren. (Franke (1978) gibt 4.7 mm als Minimalgrösse für L₃-Larven an). Erst wieder rund eine Woche nach dem zweiten Emergenzschub wurden am 15. August erneut kleine Larven mit einer Minimalgrösse von 2.07 mm gefangen. Der grösste Teil der Tiere war aber zu diesem Zeitpunkt wesentlich grösser (Durchschnittslänge der grossen Tiere 8.4 mm (Kohorte 1), der kleinen 3.7 mm (Kohorte 2)) (Tab. 7).

Obwohl anfangs September ein dritter (wenn auch nur noch schwach ausgeprägter) Emergenzschub folgte, konnten weder am 12. September noch zu einem späteren Zeitpunkt junge *Chaoborus*-Larven gefangen werden. Die Minimallänge lag am 12. September bei 5.14 mm, am 7. Oktober bei 5.54 mm. Es kann also angenommen werden, dass keine oder eine mit den angewandten Methoden nicht mehr erfassbare Anzahl Larven aus diesem dritten Emergenzschub hervorgingen.

Tab. 7: Grössenverteilung der Larvenkohorten von *Chaoborus flavicans* im Hallwilersee, Sommer und Herbst 1991. Ab dem 12. September konnten die beiden Kohorten nicht mehr unterschieden werden und wurden deshalb zusammen aufgeführt (s = Standardabweichung).

Datum	Ø 90 [mm]	s 90 [mm]	Ø 91 ₁ [mm]	s 90 ₁ [mm]	Ø 91 ₂ [mm]	s 90 ₂ [mm]	Anzahl
20. Juni	10.6	0.6					64
11. Juli	10.7	0.6	4.3	1.5			52
5. Aug.	11.4	1.3	7.5	1.2			75
15. Aug.			8.4	1.4	3.7	0.9	67
12. Sept.					8.4	1.2	65
7. Okt.					9.3	1.1	65
31. Okt.					9.8	0.5	46
14. Nov.					9.7	0.9	16
2. Dez.					11.2	0.5	26
27. Dez.					10.1	1.5	8

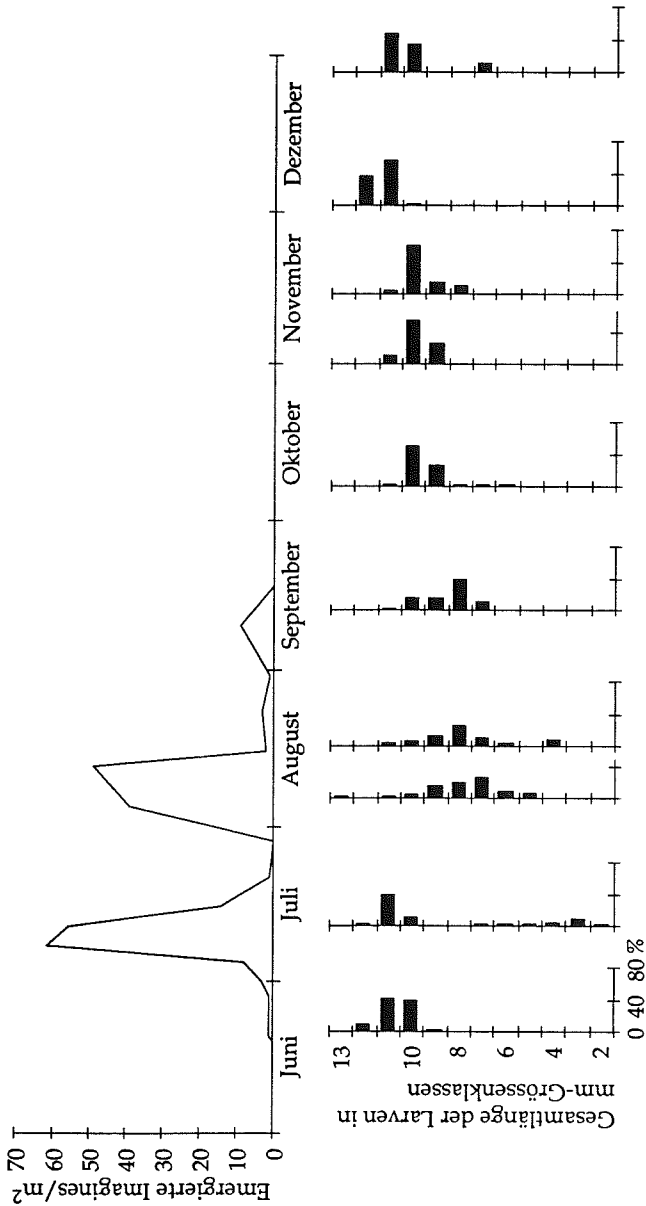


Abb. 22: Zeitliche Verschiebung zwischen der Emergenz (oben) und dem Wachstum (unten) der Larven von *Chaoborus flavicans* im Hallwilensee 1991. (Larvengröße in prozentualen Anteilen an der Gesamtindividuenzahl). Die y-Achse der Grössenverteilungskurven liegen genau unterhalb des jeweiligen Probenahmezeitpunktes in der Emergenzkurve.

Während das Wachstum zu Beginn der Larvenentwicklung sehr rasch fortschritt, verlangsamte es sich, nachdem die Larven eine Länge von rund 8.5 mm erreicht hatten. Franke (1978) gab 8.6 mm als Höchstmass für das L₃-Stadium von *Chaoborus flavicans* an. Dies bedeutet, dass die ersten drei Larvenstadien in maximal drei Monaten abgeschlossen waren. In den Monaten Oktober bis Dezember konnte eine weitere wenn auch geringere Längenzunahme von 1.9 mm festgestellt werden. Durch die geringe Zahl von nur acht gefangenen und ausgemessenen Tieren am 27. Dezember dürfte der Mittelwert für dieses Datum im Vergleich zur tatsächlichen Durchschnittslänge der Gesamtpopulation etwas zu tief liegen. Darauf deutet auch die relativ grosse Standardabweichung hin (Tab. 7).

Auf Grund eines Vergleiches der Durchschnittslängen im Dezember 1991 mit denjenigen im Juni 1991 darf angenommen werden, dass das gesamte Längenwachstum von *Chaoborus flavicans* im Hallwilersee schon anfangs Dezember abgeschlossen wurde. Die Larven waren Ende Herbst schon gleich lang wie diejenigen der letzten Generation kurz bevor sie sich verpuppten.

Franke (1978) fand im Heiligensee (Deutschland) ebenfalls ein schubweises Auftreten von Junglarven. Er postulierte daraus eine mögliche Lunarperiodizität der Emergenz, wie sie damals schon für tropische *Chaoborus*-Arten bekannt war (Mac Donald 1956, Mc Gowan 1975). Die vorliegenden Daten bestätigen nun also, dass das schubweise Emergenieren der Imago anscheinend einen direkten Einfluss auf das Auftreten der Junglarven hat.

b) Sempachersee

Auch im Sempachersee fanden sich im Juni 1991 nur grosse L₄-Larven (Abb. 23). Im Gegensatz zum Hallwilersee wurden die ersten Junglarven von *Chaoborus flavicans* im Sempachersee aber nicht schon Mitte Juni sondern erst am 5. August 1991 gefunden. Es handelte sich dabei um zwei Individuen von weniger als 3 mm Länge (Tab. 8).

Tab. 8: Grössenverteilung der Larvenkohorten von *Chaoborus flavicans* im Sempachersee, Sommer und Herbst 1991. (s = Standardabweichung).

Datum	Ø 90 [mm]	s 90 [mm]	Ø 91 ₁ [mm]	s 90 ₁ [mm]	Ø 91 ₂ [mm]	s 90 ₂ [mm]	Anzahl
20. Juni	10.2	0.6					28
11. Juli	10.2	0.6	4.3	1.5			9
5. Aug.	10.1	0.4	2.4	0.2			14
15. Aug.	10.0	0.5	6.4	0.8	2.4	0	13
12. Sept.			7.1	0.9	2.8	0	36
7. Okt.			8.3	1.0	3.5	0	27

Nach dem 12. September konnten keine Larven der Vorjahresgeneration mehr gefunden werden. Die durchschnittliche Länge war deshalb geringer als noch im August, obwohl die Larven in dieser Zeit an Grösse zugenommen hatten.

Sowohl am 12. September als auch am 7. Oktober fand sich nochmals je eine einzelne kleine Larve (Tab. 8 und Abb. 23).

Ev. waren zwar schon früher einzelne Larven vorhanden, sie konnten aber wegen der geringen Individuendichte der Art in diesem See nicht erfasst werden. Auch hier erfolgte das weitere Wachstum sehr schnell. Waren am 5. August erst kleine Larven vorhanden, so hatten nur 10 Tage später bereits $\frac{2}{3}$ der Individuen eine mittlere Grösse erreicht. Gleichzeitig waren noch einige Tiere der Vorjahresgeneration und eine einzige Junglarve vorhanden.

Auf Grund der vorliegenden Wachstumsdaten von *Chaoborus flavicans* lassen sich keine Rückschlüsse auf eine allfällige Lunarperiodizität der Emergenz dieser Art im Sempachersee ziehen. Im Gegensatz zum Wachstumsverlauf im Hallwilersee konnte auch kein mehr oder weniger regelmässiges Auftreten von Junglarven in monatlichen Schüben beobachtet werden. Der Grund dafür liegt vermutlich beim sehr geringen Umfang der zur Verfügung stehenden Daten als Folge der geringen Individuendichte.

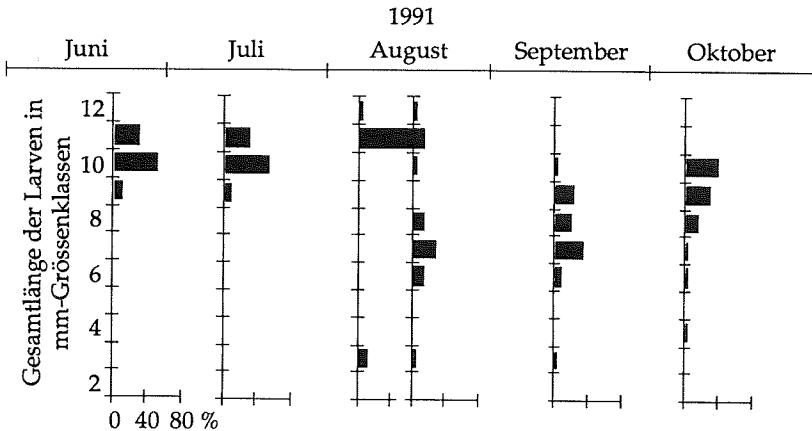


Abb. 23: Auftreten und Wachstum der Larven von *Chaoborus flavicans* im Sempachersee. (Larvengrösse in prozentualen Anteilen an der Gesamtindividuenzahl). Die y-Achsen der Grössenverteilungskurven liegen genau unterhalb des jeweiligen Probenahmezeitpunktes auf der Zeitachse Juni bis Oktober 1991. (Da im Herbst jeweils nur noch vereinzelt Larven gefunden wurden, konnte ab Mitte Oktober keine Grössenverteilung mehr ermittelt werden).

4. UNTERSUCHUNGEN AN *LEPTODORA KINDTII*

4. 1. Populationsdynamik von *Leptodora kindtii*

Leptodora kindtii tritt als Sommer- und Herbstform erst auf, wenn sich die obersten Wasserschichten im Frühsommer schon etwas aufgewärmt haben (Gerschler 1911). Dies ist in Mitteleuropa je nach lokalen Gegebenheiten und Jahr in der Zeit zwischen Mai und Juli der Fall. In der Zeit bis September hat die Art dann ihr Abundanzmaximum. Sie tritt dabei als carnivorer Organismus aber in erheblich geringeren Dichten auf als algivore Cladoceren wie etwa *Daphnia*. So geben Garton *et al.* (1990) für den westlichen Lake Erie (USA) maximale Individuenzahlen von 400 *Leptodora*/m³ an. Erheblich geringere Dichte fanden Lunte & Luecke im Lake Mendota (Wisconsin, USA). Die grösste Abundanz betrug dort 190 *Leptodora*/m³. Bei Cummins *et al.* (1969) finden sich Vergleiche der Dichten von *L. kindtii* und anderen Zooplanktern aus dem Sanctuary Lake (Pennsylvania, USA). Die Gattung *Bosmina* hatte dort während verschiedener Jahre in den Monaten Juli und August, der Zeit der höchsten Individuendichte von *L. kindtii*, Abundanzen zwischen 300'000 und 1.6 Mio. Tieren/m³. *L. kindtii* trat dagegen im gleichen Zeitraum mit Dichten von jeweils nur rund 2000 Tieren/m³ auf. Mittelholzer (1970) gibt für *L. kindtii* aus dem Greifensee (Schweiz) Dichten von maximal rund 8000 Tieren/m² an (= Anzahl der Individuen unter einem Quadratmeter Oberfläche über die gesamte Wassersäule. Diese Grösse wird angegeben, wenn innerhalb der beprobten Wassersäule mit einer inhomogenen Verteilung zu rechnen ist). Auch dieser Wert lag damit um mehr als das Hundertfache unter den entsprechenden Abundanzen von *Bosmina*. Die Populationsentwicklung begann hier im untersuchten Jahr (1968) im Laufe des Juni, und Anfang Juli war bereits die höchste Dichte des Jahres erreicht. Es folgte dann eine längere Periode mit relativ geringen Individuenzahlen, und nach einem zweiten kurzen Dichteanstieg verschwand die Art Mitte November. Allgemein nimmt die Dichte im Herbst bzw. Frühwinter mit dem Einsetzen der Zirkulation sehr schnell ab und die Tiere verschwinden meist gegen Ende November (Cummins *et al.* 1969, Gerschler 1911). Vereinzelt Exemplare sind aber bis in die erste Dezemberhälfte gefunden (Flössner 1972).

In den hier untersuchten Seen scheint *L. kindtii* teilweise schon seit längerer Zeit vorhanden zu sein. So erwähnte Grobe (1958) die Art für den Sempachersee aus den Jahre 1949 - 1951. Bei Brutschy (1921) finden sich Angaben zu Funden aus den Jahren 1914 - 1916 im Hallwilersee. Erstaunlicherweise scheint *L. kindtii* im Baldeggersee Mitte des 20. Jahrhunderts nicht gefunden worden zu sein. So wurde in der Arbeit von Adam & Birrer (1943) in den Planktonlisten für die Jahre 1934 und 1937 - 1939 an keiner Stelle auf *L. kindtii* hingewiesen.

4. 1. 1. Material und Methoden

Zur Untersuchung der Abundanz von *Leptodora kindtii* wurden die gleichen Techniken der Probenahme und Konservierung angewandt wie für *Chaoborus flavicans*. Es wurden aber nicht nur nächtliche Fänge, sondern auch solche wäh-

rend des Tages durchgeführt und ausgewertet. Mit Ausnahme der speziell bezeichneten Herbstfänge (vergl. Kapitel 4. 1. 5.) im Hallwiler- und Sempachersee erfolgten alle Planktonfänge an der Probestelle A (Abb. 2).

Ausgezählt wurden die Fänge mit Hilfe eines Stereomikroskops (12-fache Vergrößerung) und einer Zählkammer. Dabei wurde zwischen jungen und erwachsenen Tieren unterschieden. Als ausgewachsen wurden Individuen angesprochen, die entweder durch das Vorhandensein eines Brutsackes als adulte Weibchen zu erkennen waren oder eine Körperlänge von mehr als 6 mm aufwiesen. Dabei war die Distanz zwischen dem vorderen Ende des Kopfes und dem Spinaansatz massgebend. Die Körperlänge wurde jeweils geschätzt. Als Vergleichsgrösse diente dabei die Breite eines Zählkammerabschnittes, welche ebenfalls 6 mm betrug. Versuche, die Länge mittels der bei *Chaoborus flavicans* angewandten Technik zu bestimmen, scheiterten an der Feinheit und Zerbrechlichkeit von *L. kindtii*.

Um die Grösse der Gesamtpopulation in verschiedenen Jahren vergleichen zu können, wurden die Flächenintegrale (F) der Dichtekurven aus Abb. 24 und 25 numerisch ermittelt (Tab. 9). Dabei kam folgende Trapezsummenformel zur Anwendung:

$$F = \sum_{i=0}^n \frac{(I_i + I_{i-1}) \cdot (t_i - t_{i-1})}{2} \text{ [Ind.} \cdot \text{Tage/m}^2\text{]}$$

wobei: I_i = Anzahl der Individuen/m² zum Zeitpunkt t_i

n = Anzahl Tage zwischen dem letzten Datum, an dem *Leptodora kindtii* im betreffenden Jahr noch nicht gefunden wurde ($i = 0$) und dem ersten Datum, an dem die Art verschwunden war.

t_i = Anzahl Tage seit $i = 0$ [Tage].

Im Herbst 1990 wurde das gesamte bei den routinemässigen *Chaoborus*- und *Leptodora*-Fängen erbeutete Zooplankton (inkl. *Chaoborus* und *Leptodora*) getrocknet und gewogen. Dazu wurden den Fängen einzeln auf Glas Microfibre Filtern ein grosser Anteil der 4 % Formollösung, in der sie konserviert waren, entzogen. Danach wurden sie in einem Trockenschrank nach der Methode von Edmondson & Winberg (1971) bei 60° C während 48 Stunden getrocknet und anschliessend gewogen. Weiter wurde das gleiche Material noch bei 500° C während 5 Stunden ausgeglüht. Zum Auskühlen wurden die Proben für rund 8 Stunden im Glühofen belassen und danach nochmals gewogen. Bei beiden Gewichtsbestimmungen wurde das Plankton möglichst schnell nach der Entnahme aus dem Ofen gewogen. Damit konnte der Fehler durch erneut aufgenommene Luftfeuchtigkeit minimiert werden.

4. 1. 2. Ergebnisse

a) Hallwilersee

Der Hallwilersee ist das einzige hier untersuchte Gewässer, aus dem Proben aus der Zeit vor Sanierungsbeginn vorhanden waren. Diese stammten von 1982 und 1985. In beiden Jahren tauchte *Leptodora kindtii* jeweils Mitte Juli im Plankton auf. So wurden am 7. Juli 1982 wie auch am 8. Juli 1985 noch keine Tiere gefunden. Jeweils zwei Wochen später liessen sich die ersten vereinzelt Exemplare erbeuten. Die Individuendichte betrug in beiden Jahren zunächst noch < 100 Individuen/ m^2 . 1985 wurde Anfang Juli nur ein einzelnes adultes Individuum gefunden, aber keine Jungtiere. Dies dürfte darauf zurückzuführen sein, dass bei der damaligen geringen Abundanz die Proben zu klein ausfielen und deshalb nur Zufallsfunden entsprachen.

In den folgenden zwei Wochen stieg die Individuenzahl sowohl 1982 wie 1985 stark an, wobei aber ein Abundanzunterschied zwischen den beiden Jahren von über 200 Individuen/ m^2 beobachtet wurde. Weiter unterschied sich auch der Anteil der Jungtiere an der Gesamtindividuenzahl. So dominierten 1982 die juvenilen *Leptodora kindtii* mit einem Anteil von 95 %. 1985 betrug der Anteil noch nicht ausgewachsener Tiere dagegen lediglich 86 %. Im weiteren Verlauf des Jahres 1982 schwankten die Abundanz stark (Abb. 24). Der höchste Wert wurde am 18. August erreicht, der zunächst tiefste am 29. September. In diesem ersten Untersuchungsjahr folgte dem spätsommerlichen Abundanzminimum ein zweites Maximum am 10. November. Erst gegen Ende Herbst folgte dann der endgültige Zusammenbruch der Population für dieses Jahr. Die letzten Individuen wurden am 8. Dezember beobachtet.

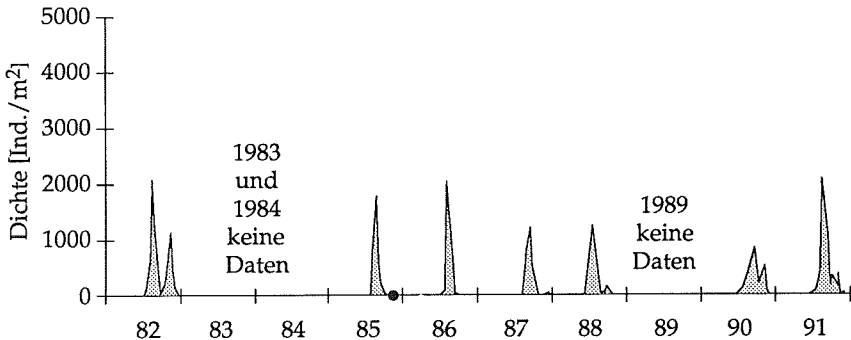


Abb. 24: Populationsdynamik von *Leptodora kindtii* im Hallwilersee zwischen 1982 und 1991 (• = Beginn der Belüftung im Dezember 1985).

Auch 1985 wurden ähnliche Grössenordnungen erreicht wie schon drei Jahre zuvor. Und auch hier trat die maximal beobachtete Dichte Mitte August auf (19. August). Im Gegensatz zu 1982 konnte aber in diesem Jahr gegen Ende

September kein Minimum mit einer anschliessenden erneuten Dichtezunahme beobachtet werden. Die Individuenzahl nahm vielmehr kontinuierlich ab, und am 14. Oktober wurden die letzten Tiere gefangen. Der Zusammenbruch erfolgte also rund acht Wochen früher als 1982. Unter Umständen hatte hier der erstmalige Betrieb der internen Sanierungsmassnahmen einen Einfluss auf die Population von *Leptodora* und verhinderte ein zweites Abundanzmaximum im Herbst 1985.

Ein weiterer Unterschied zwischen diesen beiden Jahren wurde auch beim Anteil der juvenilen Individuen an der Gesamtpopulation gefunden: 1982 überwogen mit Ausnahme eines Datums (1. September) bis zum 29. September die kleinen Individuen. Erst im Herbst verschob sich die Altersstruktur in Richtung der erwachsenen Tiere. 1985 waren die Grössenverhältnisse bis zum Dichtemaximum ähnlich denjenigen von 1982. Dies änderte sich jedoch am 2. September. Von diesem Zeitpunkt an war der Anteil grosser Tiere an der Gesamtpopulation bis zum Verschwinden der Art im Herbst immer grösser als 50 % (Anhang Tab. IV).

Nach der Inbetriebnahme der seeinternen Sanierungsanlage im Jahre 1985 änderte sich nur wenig. Sowohl die Abundanzmaxima als auch der Umfang der Gesamtpopulation (Flächenintegrale der Dichtekurven, Tab. 9) blieben in der gleichen Grössenordnung wie vor der Sanierung. Vor Sanierungsbeginn betrugen die Flächenintegrale zwischen 49'351 Ind. • Tage/m² (1985) und 97'067 Ind. • Tage/m² (1982). Nach Betriebsbeginn der Belüftungsanlage schwankten die Werte zwischen 43'746 Ind. • Tage/m² (1987) und 84'067 Ind. • Tage/m² (1991) (Tab. 9).

Tab. 9: Bestandesentwicklung von *Leptodora kindtii* im Hallwiler- und Sempachersee mittels numerisch integrierter Flächeneinheiten der Kurven in Abb. 24 und 25.

Jahr	F	F	F
	[Ind. • Tage/m ²] (Hallwilersee)	[Ind. • Tage/m ²] (Sempachersee)	[Ind. • Tage/m ²] (Baldegersee)
1982	97067		
1984		174350	33513
1985	49351	258083	75678
1986	60914	215044	
1987	43746	218053	
1988	58746	301438	
1991	84057	393863	

b) Sempachersee

Aus dem Sempachersee waren keine Planktonproben aus der Zeit vor dem Start der seeinternen Massnahmen verfügbar. Somit war auch kein direkter Vergleich mit dem Zustand vor 1984 möglich. Versuche, die Verhältnisse jener Zeit mittels Literaturdaten zu rekonstruieren, scheiterten. Sowohl Marti (1986)

als auch Blatter-Sommer (1976), Jaussi (1972) und Lacoste (1970) arbeiteten mit kleinen Schöpfflaschen von nur 4 l Inhalt. Ihr Ziel war insbesondere der Fang kleiner planktischer und relativ häufiger Crustaceen wie *Daphnia* oder *Cyclops*. Dadurch wurden als Folge der geringen Individuendichte von *Leptodora kindtii* jeweils nur einzelne Tiere gefangen. Dies verunmöglichte einen Vergleich mit den neueren Proben. Somit konnte nur die Populationsdynamik seit 1984 wiedergegeben werden. (Abb. 25)

Die maximalen Abundanzen von *L. kindtii* lagen im Sempachersee im Bereich zwischen 2500 Individuen/m² (1990) und 8300 Individuen/m² (1985). Sie waren damit erheblich höher als die entsprechenden Werte aus dem Hallwilersee. Dasselbe gilt auch für die beobachteten Gesamtzahlen (Flächenintegrale (F) der Dichtekurven, Tab. 9). Diese Werte lagen im Sempachersee um den Faktor 3.5 (1985) bis 5.2 (1986) höher.

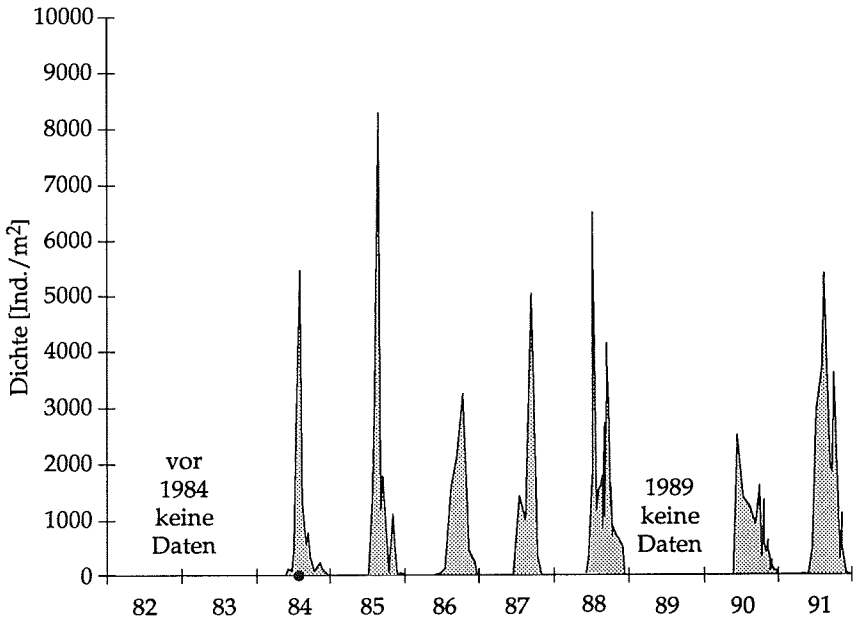


Abb. 25: Populationsdynamik von *Leptodora kindtii* im Sempachersee zwischen 1984 und 1991 (• = Beginn der Belüftung im Juli 1984).

Im ersten Beobachtungsjahr (1984) wurden schon am 4. Juni die ersten Individuen gefunden. Die Abundanz blieb zunächst während der ersten Hälfte dieses Monats mehr oder weniger stabil. Gegen Ende Juni nahm die Individuendichte dann aber deutlich zu, so dass am 2. Juli bereits über 500 Individuen/m² gefunden wurden. Im Laufe dieses Monats wurde die Population immer stärker. Am 30. Juli war die Abundanz dieses ersten Beobachtungsjahres am grössten. Im

Laufe des Sommers und Herbstes konnte dann eine kontinuierliche Abnahme beobachtet werden, welche mit den letzten beiden am 3. Dezember gefundenen Individuen ihren Abschluss fand.

Im darauf folgenden Jahr wurden die ersten Individuen von *Leptodora* erst rund anderthalb Monate später, nämlich bei den Probenahmen am 22. Juli in den Planktonfängen gefunden. Ihre Abundanz betrug schon annähernd 1500 Individuen/m². Die Population wuchs in der Folge schnell an. Schon einen Monat später hatte sie den diesjährigen Höhepunkt mit gegen 8300 Individuen/m² erreicht. Dieser Wert stellte auch die höchste während des gesamten Beobachtungszeitraumes festgestellte Dichte dar! Wie schon im vorhergehenden Jahr folgte diesem Abundanzmaximum eine langsame, mehr oder weniger kontinuierliche Abnahme. Einzig am 14. Oktober wurde eine abnormal geringe Anzahl Exemplare gefunden. Vermutlich handelte es sich dabei um eine Unregelmäßigkeit bei der Probenahme, was sich aber nachträglich nicht mehr nachprüfen liess. Es erscheint unwahrscheinlich, dass dieser kurzzeitige Einbruch tatsächlich stattfand.

1986 wurden am 23. Juni die ersten *Leptodora* gefunden. Bis zum 13. Oktober wuchs die Population dann auf über 3200 Individuen/m² an. Dieses Abundanzmaximum war somit erst rund 2 Monate später erreicht als in den beiden Vorjahren. Daraus ergab sich dann auch ein erheblich schnellerer Dichterückgang. Am 8. Dezember wurden für dieses Jahr die letzten Individuen nachgewiesen.

Auch 1987 wurde das Dichtemaximum erst später erreicht als in den beiden ersten Beobachtungsjahren. Nachdem am 20. Juli mit bereits über 1400 Individuen/m² der erste Nachweis für *Leptodora* in diesem Jahr erfolgte, war der Höchstwert knapp 2 Monate später am 14. September erreicht, also rund einen Monat später als 1984 und 1985. Dagegen wurden die letzten Exemplare dieses Jahres nur einen einzigen Monat später gefunden. Nach dem 9. November fanden sich in den Sempacherseefängen bereits keine *Leptodora* mehr.

Im darauf folgenden Jahr tauchte die Art mit den ersten Exemplaren am 8. Juni wieder relativ früh auf. Es folgte dann wie schon in den ersten Jahren ein schneller Dichteanstieg. So wurde bereits am 13. Juli mit über 6500 Individuen/m² die grösste Abundanz dieses Jahres festgestellt, also erneut sehr früh. In der Folge ging die Dichte zunächst leicht zurück, blieb aber (mit Ausnahme der Fänge von Ende August) bis Anfang Oktober mehr oder weniger konstant. Am 21. September wurde sogar mit über 4100 Individuen/m² ein zweites markantes Abundanzmaximum erreicht. Bis in den Spätherbst schwankte die Individuenzahl um ein mittleres Niveau von 700 Individuen/m², und sogar am 5. Dezember, dem letzten Beobachtungsdatum in diesem Jahr, wurde eine nur unbedeutend geringere Abundanz gefunden. Ob sich *L. kindtii* in diesem Jahr noch längere Zeit halten konnte, liess sich wegen fehlendem Datenmaterial nicht mehr ermitteln.

Für 1989 lagen keine Daten vor. Wie schon zwei Jahre zuvor schien 1990 die Populationsentwicklung relativ früh einzusetzen. So wurden am 18. Juni die ersten Exemplare festgestellt. Dabei erreichte die Abundanz bereits den Jahreshöchstwert. Es muss deshalb angenommen werden, dass die Entwicklung

schon Ende Mai einsetzte, und dass wegen der grossen Probenahmeintervalle der Beginn verpasst worden war. Bis zum Herbst schwankte die Dichte um 1000 Individuen/m². Einzig am 8. Oktober wurde eine rund 60 % geringere Abundanz festgestellt. Ab Mitte November nahm die Individuenzahl dann kontinuierlich ab. Die letzten Tiere wurden am 28. Dezember gefunden. Es muss betont werden, dass die Art bisher anscheinend noch nie an einem so späten Datum nachgewiesen werden konnte (Gerschler 1911, Cummins *et al.* 1969 und Flössner 1972). Ob dies für den Sempachersee häufig ist, lässt sich hier nicht beantworten: Vor 1990 war in den drei Seen gegen Ende Dezember noch nie mit geeigneten Netzen gezielt nach *Leptodora* oder anderen grossen Zooplanktern gesucht worden. Auch in der Literatur liessen sich keine entsprechenden Angaben finden. Dies könnte aber auch damit zusammenhängen, dass im Winter allgemein nicht so häufig Planktonfänge durchgeführt werden wie während wärmerer Jahreszeiten. Einzig Bürgi (EAWAG Dübendorf, pers. Mitt.) gab an, um den Jahreswechsel im Zürichsee schon einzelne Exemplare gefunden zu haben. Dies könnte darauf hindeuten, dass infolge der langsameren Abkühlung grosser, tiefer Seen sich die Art hier etwas länger halten kann als in kleineren und flacheren Gewässern.

Im letzten Beobachtungsjahr (1991) lag der erste Fund von *Leptodora* bereits am 23. Mai vor. Es folgte dann ein kontinuierlicher Anstieg, bis am 15. August ein erstes Abundanzmaximum erreicht war. Das zweite folgt nach einer kurzen Baisse im September am 7. Oktober. Gegen Ende dieses Monats kam es dann zu einem recht starken zweiten Einbruch. Die Population erholte sich jedoch nochmals kurzzeitig auf über 1000 Individuen/m². Dieser Wert dürfte allerdings eher zufällig zustande gekommen sein, da am nächsten Tag nur noch halb so viele Individuen/m² gezählt wurden. Im Laufe des Monats Dezember nahm die Individuenzahl dann weiter ab. Das letzte Exemplar von *Leptodora* wurde 1991 am 18. Dezember gefunden. Am 27. Dezember, dem letzten Probenahmedatum in diesem Jahr, wurden keine Glaskrebse mehr gefunden.

Die Grössenverteilungsverhältnisse von *Leptodora* im Sempachersee waren ähnlich denen im Hallwilersee. So bestand auch in diesem See im allgemeinen ein grosser Teil der Population im Frühsommer aus juvenilen Tieren. Einzige Ausnahme war das Jahr 1988, wo zuerst einzelne grossen Individuen, aber keine Juvenilen beobachtet wurden. Gegen Ende des Sommers drehte sich dann das Verhältnis meist zu Gunsten der Adulten (Anhang Tab. VIII). Es sei an dieser Stelle darauf hingewiesen, dass das Jahr 1988 auch bei anderen Planktern Ausnahmeerscheinungen zeigte. So stellten Bürgi & Stadelmann (1991) im Sempachersee eine abnormal hohe Abundanz für gewisse Algenarten (Conjugales, Cryptophyceen) fest.

c) Baldeggersee

Aus dem Baldeggersee konnten nur Proben aus den Jahren 1984 und 1985 ausgewertet werden. Da mit den seeinternen Massnahmen schon 1982 begonnen wurde, waren über allfällige Unterschiede in der Populationsdynamik mit und ohne Belüftung keine Untersuchungen möglich.

Beim Vergleich der Dichten von *Leptodora kindtii* im Hallwiler- und Baldeggersee zeigte sich, dass etwa gleich hohe Abundanzen vorlagen. Zumindest sind die Abweichungen nicht so markant wie im Sempachersee. Die maximalen Dichten lagen 1984 bei 2168 Individuen/m² und 1985 bei 4646 Individuen/m². Ebenso waren auch die beobachteten Gesamtzahlen (Flächenintegrale (F) der Dichtekurven) in einem ähnlichen Bereich wie im Hallwilersee (Tab. 9).

Im ersten Beobachtungsjahr (1984) wurden die ersten Individuen von *Leptodora* am 9. Juli gefunden. Zwei Wochen später war das oben erwähnte Abundanzmaximum für dieses Jahr schon erreicht. Während der folgenden 4 Wochen nahm die Individuenzahl zunächst nur langsam ab. Gegen Ende August fiel die Abundanz dann aber auf ein etwas tieferes Niveau (um 200 Individuen/m²) und stagnierte mehr oder weniger in diesem Bereich. Einzig am 17. September wurde eine geringere Individuenzahl gefunden. Die letzte Beobachtung der Art erfolgte am 15. Oktober. Ab Mitte Oktober schien *Leptodora* verschwunden zu sein.

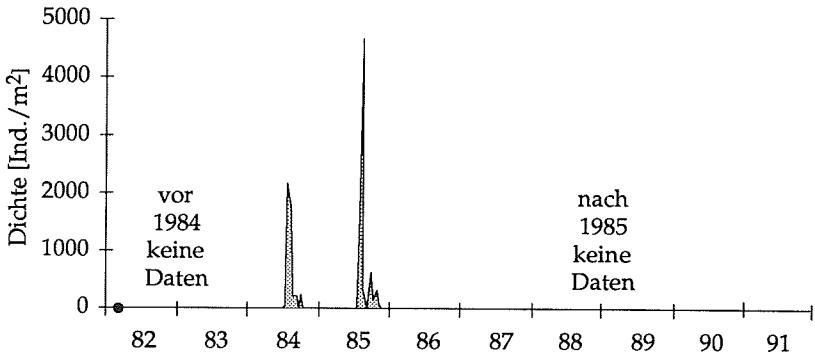


Abb. 26: Populationsdynamik von *Leptodora kindtii* im Baldeggersee 1984 und 1985 (• = Beginn der Belüftung im Februar 1982).

Im zweiten Beobachtungsjahr wurden die ersten Exemplare erst drei Wochen später gefunden als 1984. Die Abundanz lag aber an diesem 29. Juli mit über 1200 Individuen/m² schon sehr hoch. Es erscheint deshalb als wahrscheinlich, dass die Populationsentwicklung bereits Mitte Juli einsetzte und bis zum Ende des Monats schon eine Vielzahl von Tieren im Plankton lebten. Ebenso wie die Entwicklung in diesem Jahr später einsetzte, so wurde auch das Abundanzmaximum knapp drei Wochen später (12. August) erreicht. Es folgte dann ein steiler Abfall der Individuendichte, und am 9. September wurde, wie schon im Vorjahr in diesem Zeitraum, eine Baisse gefunden. Entgegen den Verhältnissen von 1984 folgte dann aber eine längere Erholungsphase, in welcher die Population nochmals auf über 600 Individuen/m² (23. September) anwuchs. Die letzten Exemplare wurden am 4. November gefunden.

Auch beim Baldeggersee wurden wieder annähernd die selben Verteilungsverhältnisse von juvenilen und adulten *Leptodora* gefunden wie schon in den bei-

den anderen Seen. Auch hier konnte in beiden Beobachtungsjahren zunächst ein Jungtierüberschuss festgestellt werden. Ab Ende August (1984) bzw. Ende Oktober (1985) wiesen dann die Fänge jeweils mehr erwachsene als juvenile Tiere auf. Weshalb 1985 im September keine Adulten erbeutet wurden, lässt sich nicht beantworten (Anhang Tab. XI).

4. 1. 3. Horizontale Inhomogenität von *Leptodora kindtii*

In den Monaten November und Dezember (Hallwilersee) bzw. Oktober bis Dezember (Sempachersee) des Jahres 1990 wurden an zwei weiteren Stellen (B und C, Abb. 2) Planktonfänge durchgeführt. Wie schon in Kapitel 3. 2. für *Chaoborus flavicans* beschrieben, sollte auch geprüft werden, ob sich der interne Sanierungsbetrieb auf die Individuendichte von *Leptodora kindtii* auswirkt.

4. 1. 3. 1. Ergebnisse

a) Hallwilersee

An allen drei Probestellen lag die Dichte während der Beobachtungszeit (mit je einer Ausnahme) im Bereich zwischen 0 und 110 Individuen/m² (Abb. 27).

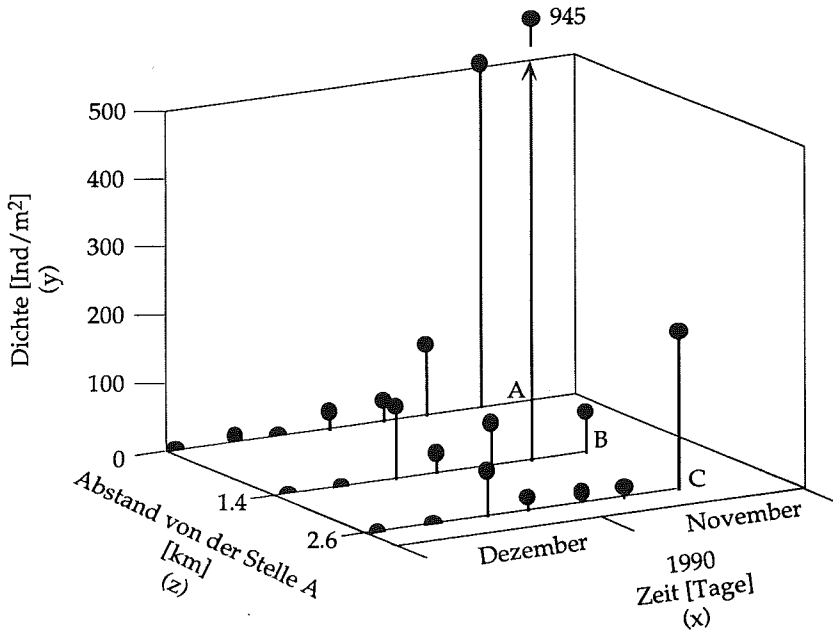


Abb. 27: Räumlich-zeitliche Dichteverteilung von *Leptodora kindtii* im Hallwilersee (1990).

Diese Ausnahmen fielen dagegen als starke Ausreisser auf. So wurden am 14. November bei A mit über 500 Individuen/m² rund fünf Mal so viele Exemplare gefangen als sonst üblich.

Ein ähnliches Bild ergab sich an diesem Tag auch bei C. Hier lag die Abundanz mit 229.3 Individuen/m² ebenfalls erheblich über den sonst üblichen Werten. Acht Tage später wurde dann bei B mit 944.9 Individuen/m² eine ungewöhnlich erhöhte Dichte gefunden, was einen rund achtfach überhöhten Wert darstellte!

Im Gegensatz zur horizontalen Verteilung von *Chaoborus flavicans* im Sempachersee (Kapitel 3. 2.) konnte bei *Leptodora* im Hallwilersee einzig eine deutliche Abnahme mit der Zeit gefunden werden. Ein negativer Effekt des Sanierungsbetriebes scheint hingegen nicht vorzuliegen.

b) Sempachersee

Im Gegensatz zum Hallwilersee konnte hier eine deutliche lineare Dichteabnahme von *Leptodora kindtii* in Abhängigkeit der Zeit und dem Abstand von der Seemitte bzw. der Belüftungsanlage gefunden werden (Abb. 28) Es wurden also ähnliche Abhängigkeiten festgestellt, wie für *Chaoborus flavicans*. Die gefundene Funktion lautet (Abb. 28):

$$y = 2248.5 - 21.2x - 347.5y \\ (r^2 = 0.756)$$

wobei: x = Zeit (1 = 1. September 1990) [Tage]

y = Dichte [Ind./m²]

z = Abstand von der tiefsten Stelle des Sees (Probestelle A) [km]

Mit dem vorliegenden Material kann auch keine negative Beeinflussung der Abundanz von *Leptodora* nachgewiesen werden. Vielmehr lässt sich in der Nähe der Sanierungsanlage eine deutlich höhere Individuenzahl pro Flächeneinheit feststellen als gegen das südöstliche Ufer zu. Auch hier dürfte das Phänomen mit der in Kapitel 3. 2. 2. beschriebenen Theorie zu erklären sein.

Erstaunlicherweise beschreibt Gerschler (1912) für den unbeeinflussten Alpachersee (Schweiz) eine Abundanzzunahme gegen das Ufer hin. Es könnte also durchaus sein, dass der Sanierungsbetrieb im Sempachersee die horizontale Verteilung von *Leptodora* beeinflusst, indem die natürlicherweise vorhandene Akkumulation in Ufernähe durch den Sanierungsbetrieb homogenisiert oder wie im vorliegenden Fall sogar überkompensiert wird.

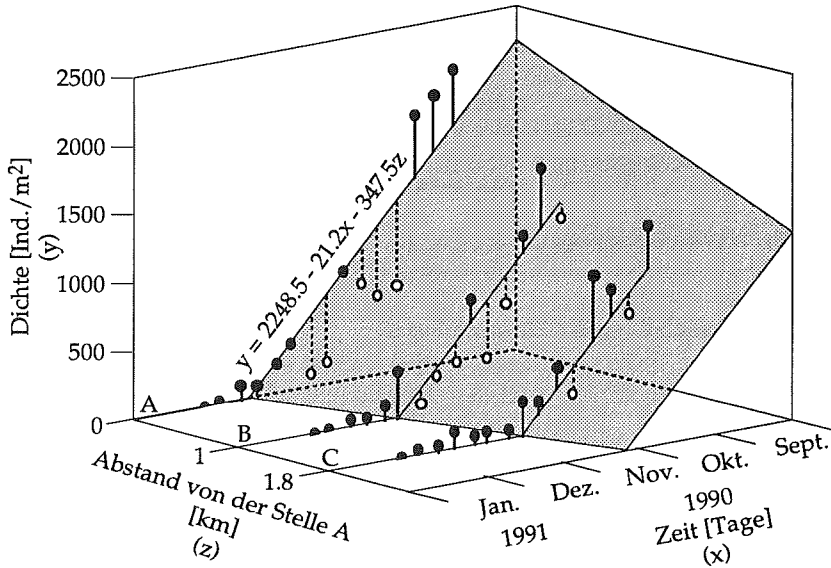


Abb. 28: Räumlich-zeitliche Dichteverteilung von *Leptodora kindtii* im Sempachersee (1990/91) im Vergleich zur Regressionsebene. (● = Messpunkt oberhalb der Regressionsebene; ○ = Messpunkt unterhalb der Regressionsebene)

4. 1. 4 Induktion der Populationsentwicklung bei *Leptodora kindtii*

In Kapitel 4. 1. 2. wurde gezeigt, dass *Leptodora kindtii* nicht immer genau zur gleichen Zeit im Jahr auftritt. Im Hallwiler-, Baldegger- und Sempachersee wurde die Art jeweils zwischen Ende Mai und Anfang August zum ersten Mal nachgewiesen. Ein Vergleich der Temperaturkurven zum Zeitpunkt des erstmaligen Auftretens im Jahresverlauf ergab folgendes Ergebnis: Mit Ausnahme eines einzigen Jahres (1984) lag die Temperatur im Sempachersee in den obersten 2.5 m immer über 20° C (Abb. 29). Dagegen zeigten die Tiefentemperaturen in den verschiedenen Jahren eine grössere relative Schwankung zu diesen Zeitpunkten. Dies könnte darauf hindeuten, dass die jährliche Wiederbesiedlung in erster Linie aus dem Litoral stammt. Die Dauereier können sich hier wegen der höheren Temperaturen schneller entwickeln, und beim Erreichen eines Schwellenwertes im Bereich von 20° C kann die neue Generation schlüpfen. Diese Hypothese stützen auch die relativ hohen Zahlen von Dauereiern in Benthosproben aus grösseren Tiefen (vergl. Kapitel 4. 3.).

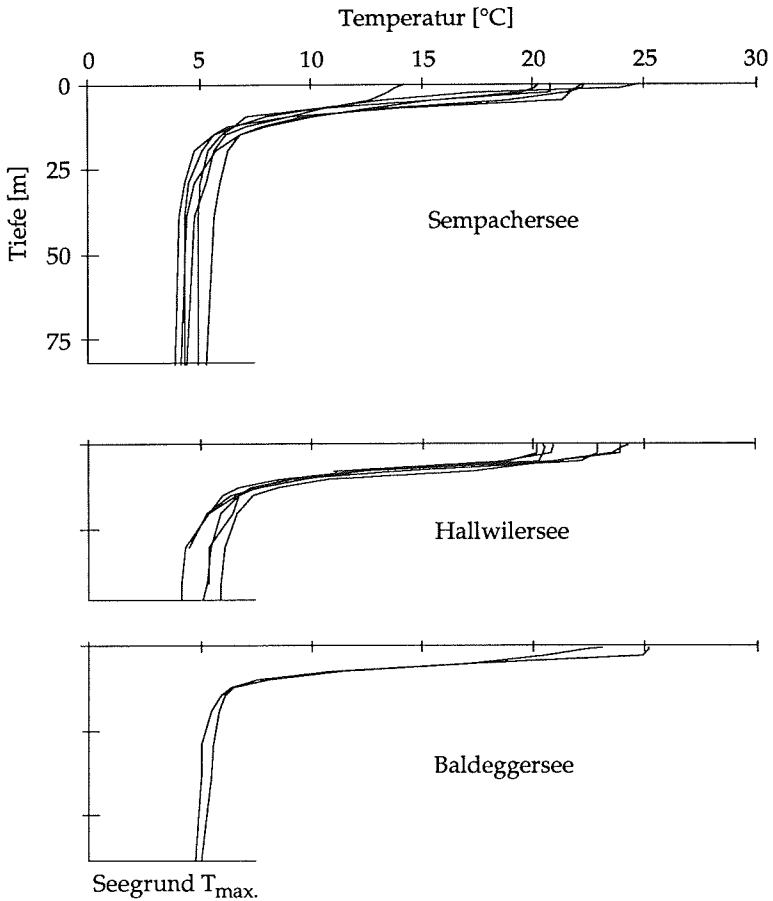


Abb. 29: Temperaturverteilung in Abhängigkeit von der Wassertiefe zum Zeitpunkt der jeweils ersten Funde von *Leptodora kindtii* in verschiedenen Jahren (Sempachersee: 1984-88 und 1990; Hallwilersee: 1982, 1985-88, 1990 und 1991; Baldeggersee: 1984 und 1985).

Klarheit könnte hier geschaffen werden durch eine zeitlich dichte Beprobung von Litoral und Pelagial ab Ende Mai, verbunden mit Temperaturmessungen an den gleichen Stellen. Falls obige Annahme zuträfe, müsste die Art in der Uferzone früh im Jahr gefunden werden und in Abhängigkeit des Abstandes zum Ufer immer später auftreten. Weiter müssten auch Vergleiche der Dauereisdichten in Litoral- und Profundalsedimenten ergänzende Informationen liefern. Sollten in der Uferzone weniger Eier gefunden werden als in tiefer gelegenen Bereichen, so hiesse dies, dass im Profundal eine Anreicherung stattfände.

Eier, die dagegen im Litoral abgelagert werden, schlüpfen jährlich im Sommer und würden somit höchstens als leere Eihüllen im Sediment nachweisbar sein. 1984 wurden im Sempachersee schon bei Oberflächentemperaturen um 16 °C die ersten *Leptodora* gefunden. Ob es sich hier um einen Messfehler handelte oder ob die Art wirklich schon zu diesem Zeitpunkt auftrat, lässt sich nachträglich nicht mit Sicherheit sagen. Es sei jedoch darauf hingewiesen, dass die für dieses Datum ermittelte Abundanz als unsicher gelten muss. Die betreffende Probe vom 4. Juni 1984 war zunächst von Mitarbeitern der EAWAG Dübendorf kurz nach dem Fang ausgezählt worden. Damals wurden anscheinend drei Tiere registriert. Beim Nachzählen einige Jahre später konnten hingegen keine Individuen mehr gefunden werden. Ob sie durch mehrmaliges Umschütten verloren gegangen sind, oder ob eine Verwechslung vorlag, kann nicht mehr rekonstruiert werden. Auf jeden Fall wurden am 18. Juni 1984 beim Nachzählen einzelne *Leptodora* gefunden. Zu diesem Zeitpunkt lag die Oberflächentemperatur mit 21° C über dem auch in den anderen Jahren beobachteten Wert von 20° C. Es wäre daher möglich, dass in diesem Jahr zufällig eine der effektiv ersten Raubcladoceren gefangen wurde, während in den restlichen Jahren dieser Zeitpunkt als Folge der grossen Probenahmeintervalle jeweils verpasst worden war.

4. 1. 5. Futterorganismendichte als limitierender Faktor für die Populationsentwicklung von *Leptodora kindtii*

Die Nahrung sowohl von *Leptodora kindtii* und *Bythotrephes longimanus* als auch von *Chaoborus flavicans* sind grosse Zooplanktonorganismen (Flössner 1972, Saether 1972, Herzig & Auer 1990). Die Individuendichte dieser Beuteorganismen dürfte für die räuberischen Formen somit ein wichtiger Überlebensfaktor sein. Findet sich eine Vielzahl von Zooplanktern der bevorzugten Grösse im Gewässer, so erleichtert dies den Prädatoren die Jagd. Umgekehrt bedeuten weniger Nahrungstiere für die Räuber einen nicht unerheblichen Mehraufwand bei der Futtersuche. Vermutlich dürfte dies für die beiden Cladocerenarten *L. kindtii* und *B. longimanus* neben der Temperatur einen wichtigen Faktor für den Zusammenbruch der Population im Spätherbst oder anfangs Winter darstellen. Deshalb sollte die Gesamtmenge des Zooplanktons (ohne die kleinsten Formen) im Herbst gemessen werden. Das Ziel dieser Untersuchung war es, eine allfällige Korrelation zwischen den carnivoren Arten und deren Beute zu finden.

4. 1. 5. 1. Ergebnisse

a) Hallwilersee

In diesem See konnte keine gerichtete Veränderung der Gesamtzooplanktonmenge festgestellt werden. Weder eine Regression der gemessenen Gewichte des gesamten Zooplanktons (>250 µm) mit der Zeit noch mit der Verteilung im See erbrachte eine gesicherte Tendenz. Mit einer linearen multiplen Regression

liessen sich nur gerade rund 11 % der Messwerte erklären. Ein nur wenig besseres Resultat lieferte eine exponentielle multiple Regression. Mit der so gefundenen Gleichung konnten auch nicht mehr als 13 % der Werte erklärt werden. Wie schon bei *Leptodora*, konnte im Hallwilersee somit auch für die Gesamtmasse der grossen Zooplankter keine klar ersichtliche, in eine bestimmte Richtung laufende sowie von Raum und Zeit abhängige Abundanz gefunden werden. Konnte beim Glaskrebs gegen den Winter einzig eine Abnahme der Individuendichte ermittelt werden, schien sich die Biomasse des restlichen Zooplanktons im Herbst 1990 nur wenig verändert zu haben. Über eine mögliche Änderung der Artenzusammensetzung konnte keine Aussage gemacht werden. Auch das Verhältnis von gesamter Trockensubstanz zu aschefreier Substanz hatte sich während der Untersuchungsperiode an keiner der drei Stellen geändert. Es lag mit einer Ausnahme immer zwischen 1.037 und 1.083. Einziges Ausnahmedatum war der 28. November 1990 an der Stelle C. Hier wurde eine mehr als doppelt so grosse Menge Trockensubstanz gefunden wie bei allen anderen Messungen. Mit grösster Wahrscheinlichkeit handelte es sich dabei aber um einen Messfehler. Nach der Ausreisserregel von Sachs (1984) kann dieser Wert als Ausreisser bei den Vergleichen ohnehin gestrichen werden.

b) Sempachersee

Auch im Sempachersee konnte während des Herbstes 1990 nur eine geringfügige Änderung der Biomasse der Zooplanktonorganismen $>250 \mu\text{m}$ gefunden werden. Auch schienen sich diese Tiere mehr oder weniger homogen über den gemessenen Bereich des Sees zu verteilen. Im Gegensatz zum Hallwilersee erbrachte hier eine multiple lineare Regression ein deutliches Resultat. So lässt sich die Trockensubstanzverteilung mit folgender Gleichung beschreiben:

$$y = 0.142 - 0.00072x - 0.012z \\ (r^2 = 0.500)$$

wobei y = Masse

x = Zeit (1 = 1. Oktober 1990)

z = Abstand von der tiefsten Stelle des Sees (Probestelle A) [km]

Nur wenig abweichend lautet die entsprechende Gleichung für die aschefreie organische Substanz:

$$y = 0.124 - 0.0004x - 0.013z \\ (r^2 = 0.267)$$

Das Verhältnis zwischen Trockensubstanz und aschefreier Substanz schien sich während der Untersuchungsperiode kaum verändert zu haben. Es schwankte in einem ähnlichen Rahmen wie im Hallwilersee. So lagen die tiefsten Werte bei 1.034, die höchsten bei knapp über 1.071.

Die gemessene Gesamtmasse des Zooplanktons änderte sich in beiden See nur unbedeutend (Anhang XIV und XV). Dennoch könnten sich die Bedingungen für *Leptodora* mit zunehmender Zirkulation jeweils leicht verschlechtert haben, weil sich die Futterorganismen im Laufe des Herbstes über einen immer größeren Wasserkörper ausbreiteten und sich somit deren Abundanzen verkleinerten. Es scheint jedoch, dass *Leptodora* im Herbst nicht wegen Futtermangel verschwand, sondern dass andere Faktoren dafür ausschlaggebend sein dürften:

4. 1. 6. Herbsttemperatur als limitierender Faktor für die Populationsentwicklung von *Leptodora kindtii*

Eine weitere, mögliche Ursache für das alljährliche Verschwinden von *Leptodora kindtii* aus dem Plankton könnte die herbstliche Abkühlung des Epilimnions sein. Ein Vergleich zwischen dem Temperaturverlauf und der *Leptodora*-Populationsdynamik von Oktober bis Dezember 1990 im Hallwiler- und Sempachersee lieferte jedoch kein diesbezügliches Resultat. So nahm zwar die Abundanz im Sempachersee Ende Oktober mehr oder weniger parallel mit der Temperatur im Epilimnion ab, im Hallwilersee verhielt sich die Art jedoch vollständig anders. Obwohl auch hier zwischen Mitte Oktober und Mitte November ein starker Wärmeverlust der obersten Schichten beobachtet wurde, nahm die Abundanz in dieser Zeit beträchtlich zu. Erst im Laufe der nächsten Wochen folgte der gewohnte Bestandesrückgang, obwohl die Temperatur sich nicht mehr wesentlich änderte (Abb. 30). Es kann somit davon ausgegangen werden, dass der herbstliche Temperaturverlauf nicht wie zunächst vermutet der primär limitierende Faktor war.

Damit ist weiterhin ungeklärt, aus welchem Grund *Leptodora* jeweils im Herbst oder Anfangs Winter verschwindet. Unter Umständen spielen hier endogene Faktoren eine wichtige Rolle.

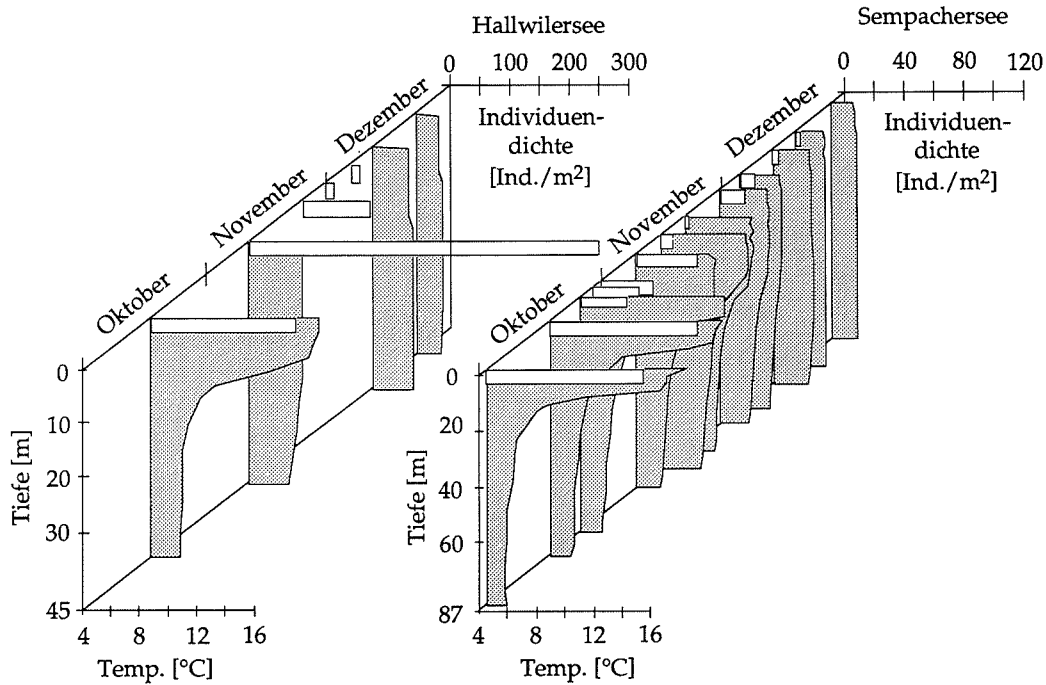


Abb. 30: Temperaturverlauf (schattiert) und Abundanz von *Leptodora kindtii* (helle Balken) im Hallwiler- und Sempachersee von Oktober bis Dezember 1990 an den tiefsten Stellen.

4. 2. Tiefenverteilung von *Leptodora kindtii*

Planktonorganismen sind in einem See im allgemeinen nicht homogen über den ganzen Wasserkörper verteilt. Das mit der Tiefe abnehmende Angebot an Sonnenlicht und Wärme, die zumindest während der sommerlichen Stagnati-

onsphase inhomogene Sauerstoff- und Nährstoff- bzw. Nahrungsverteilung, aber auch Strömungen, Turbulenzen sowie diverse andere Umweltfaktoren führen zu unterschiedlichen Populationsdichten der verschiedenen Organismen. Dabei sind zwei Arten von Verteilungsmustern zu unterscheiden: Einerseits die horizontale Verteilung, andererseits die Tiefenverbreitung. Die zeitliche Inhomogenität wurde in Kapitel 4. 1. 3. untersucht und soll an dieser Stelle ausser Betracht gelassen werden.

Bei vielen Makroorganismen nimmt die Individuendichte innerhalb einer Art wie auch die Artenvielfalt im allgemeinen mit zunehmender Tiefe ab. Dies ist eine Folge der in Richtung Seegrund immer schlechter werdenden Lebensbedingungen. Für aerobe Organismen dürfte die Sauerstoffkonzentration der wichtigste limitierende Faktor für die Tiefenverbreitung sein. Insbesondere in eutrophen Seen kann man ab einer gewissen Tiefe eine markante Sauerstoffabnahme beobachten.

In allen drei untersuchten Gewässern herrschten vor Beginn der Sanierungsmassnahmen zumindest im Sommer und Herbst unterhalb von 10 - 15 m nur noch geringe Sauerstoffkonzentrationen. Dies führte während der Stagnationsphase dazu, dass der Lebensraum der meisten Zooplankter auf wenige Meter unter der Oberfläche beschränkt war.

Da als Folge der Begasung und Zirkulationsunterstützung die Sauerstoffversorgung des Tiefenwassers verbessert wurde, wäre zu erwarten gewesen, dass sich *Leptodora kindtii* in die Tiefe ausbreitete.

4. 2. 1. Material und Methoden

Zur Überprüfung dieser Annahme mussten aus unterschiedlichen Tiefen Proben genommen und auf das Vorkommen von *Leptodora kindtii* hin untersucht werden. Wegen der relativ geringen Individuendichte dieser Crustaceenart (Maximaldichten im Sempachersee: ca. 8000 Tiere/m²; im Hallwilersee: ca. 1000 Tiere/m², vergl. Kapitel 4. 1. 2.) konnte nicht mit Wasserschöpfern gearbeitet werden. Diese hätten insbesondere in grösseren Tiefen sowie im Spätsommer und Herbst mit entsprechend kleinen Individuenzahlen zu geringe Fänge geliefert. (Man vergleiche hierzu die Daten von Jaussi (1972) und Blatter-Sommer (1976)). Als besser geeignet erschienen Planktonfänge mittels Schliessnetzen. Diese beproben grössere Wasservolumina und erbringen entsprechend grössere Fänge.

Genauere Daten über die Tiefenverbreitung von *L. kindtii* aus der Zeit vor der Sanierung lagen nur aus dem Hallwilersee vor. Die Proben waren 1985 durch Mitarbeiter der EAWAG mittels eines Schliessnetzes mit 95 µm Maschenweite und einer Eintrittsöffnung von 113 cm² gesammelt worden. Dieses Netz war auf den Fang häufigerer und kleinerer Zooplankter wie *Daphnia* oder *Cyclops* abgestimmt worden. Es war dadurch für die selteneren und auch erheblich grösseren planktischen Prädatoren etwas zu klein und zu feinmaschig. Da keine anderer Daten zur Verfügung standen, musste aber notgedrungen mit diesem Material gearbeitet werden.

Die Probenahme erfolgte etwa alle vier Stunden während insgesamt 24 Stunden. Das gefangene Plankton wurden in 4 % Formol konserviert. Infolge der kleinen Eintrittsöffnung sowie der geringen Individuendichte gerade im Hallwilersee konnte aber nur eine sehr beschränkte Anzahl *Leptodora* je Netzzug gefangen werden. 1991 wurde für die Stufenfänge ein Netz mit einer 458 cm² grossen Eintrittsöffnung und einer Maschenweite von 250 µm verwendet. Sowohl 1985 wie 1991 wurden die gleichen Tiefenstufen beprobt (Tab. 10). Im Gegensatz zu 1985 wurden 1991 aber nicht mehr sechs Stufenfangserien innerhalb 24 Stunden durchgeführt, sondern nur noch eine am Vormittag und, wenn es das Wetter zulies, jeweils 1½ Tage später um Mitternacht. (Im Herbst 1991 gab es mehrmals Stürme, die Material beschädigten oder aber eine nächtliche Probenahme verunmöglichten).

Tab. 10: Tiefenstufen der Stufenfänge im Hallwiler- und Sempachersee

Hallwilersee	Sempachersee
0 - 6.5 m	0 - 6.5 m
6.5 - 13 m	6.5 - 13 m
13 - 20 m	13 - 20 m
20 - 30 m	20 - 30 m
30 - 44 m	30 - 85 m

Aus dem Sempachersee lagen aus der Zeit vor Sanierungsbeginn keine Proben vor. Trotzdem wurden auch in diesem See im Jahre 1991 Stufenfänge in gleichen Intervallen wie im Hallwilersee durchgeführt. An beiden Seen wurde mit dem gleichen Netz gearbeitet. Ebenso wurde für beide Gewässer die gleiche Tiefenstufeneinteilung (bis in 30 m Tiefe) gewählt. Einzig die unterste Stufe war, bedingt durch die grössere Tie-

fe des Sempachersees, hier erheblich umfangreicher (Tab. 10).

Sowohl 1985 im Hallwilersee als auch 1991 in beiden Seen wurden von jeder Tiefenstufe zwei Netzzüge genommen. Jede dieser Tiefenstufen wurde jeweils als Mischprobe mit wenig 38 % Formol abgetötet und als 4 % Formaldehydlösung konserviert. Das Auszählen erfolgte mittels eines Stereomikroskops mit 12-facher Vergrößerung in einer Zählkammer.

1986 waren im Hallwilersee ebenfalls Stufenfänge vorgenommen worden. Bei der Durchsicht dieser Proben konnten aber nur sehr vereinzelt *Leptodora* gefunden werden, weshalb es nicht sinnvoll schien, mit diesen spärlichen Daten die Tiefenverteilung zu Beginn der seeinternen Massnahmen zu rekonstruieren.

4. 2. 1. Ergebnisse

a) Hallwilersee

Die geringe Individuendichte von *Leptodora kindtii* in den Proben aus dem Jahre 1985 verunmöglichte es, eine zuverlässige Tiefenverteilung zu erstellen. Zu gewissen Zeiten war über die ganze Seetiefe keine einzige *Leptodora* gefangen worden, etwa am 13. August zwischen 11⁰⁰ h und 11¹⁵ h. Nur knapp vier Stunden später, zwischen 14⁵⁰ h und 15¹⁵ h, wurden aber mit zwei Netzzügen insgesamt 19 Tiere gefangen, was einer Dichte von immerhin 840 Individuen pro m² entsprach. Diese grossen Schwankungen der Fangergebnisse liessen es als

wenig sinnvoll erscheinen, aus den vorhandenen Proben irgend einen Tagesrhythmus für *Leptodora* zu postulieren. Deshalb wurden alle Daten einer Probserie zusammengefasst.

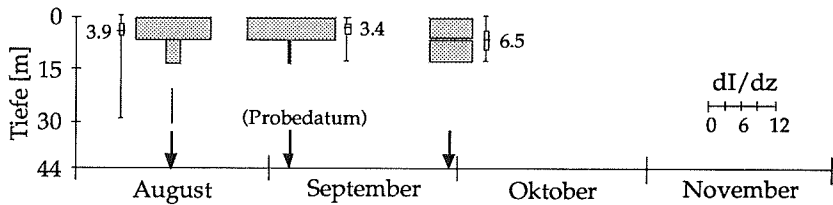


Abb. 31: Tiefenverteilung von *Leptodora kindtii* im Hallwilersee 1985 (schattierte Balken). Dazugehörige Box- and Whisker-Plots (hell) mit Median, Quartilen, Maximum, Minimum und Tiefe des Medians [m]. Skala rechts: Dimension der einzelnen schattierten Häufigkeitsbalken [Ind./m³].

Es fällt auf, dass im Jahre 1985 mit Ausnahme eines einzigen Tieres im Bereich zwischen 20 und 30 m Tiefe, alle *Leptodora* zwischen der Seeoberfläche und 13 m Tiefe gefangen wurden. Der weitaus grösste Teil der Population schien also im Epi- bzw. Metalimnion aufzuhalten. Davon wurde ein grosser Teil (je nach Datum zwischen 50 und 95 % der gefangenen Gesamtzahl sogar) in den obersten 6.5 m gefunden (Abb. 31).

Um mit 1985 vergleichbare Ergebnisse zu erhalten, wurden die Datenpaare der beieinander liegenden Tag- und Nachtproben aus dem Jahre 1991 zu einem einzigen Datenpaket zusammengefasst. Es zeigte sich, dass in diesem Jahr die Verbreitung von *Leptodora* viel weiter in die Tiefe reichte als sechs Jahre zuvor. In allen Proben, die zwischen Ende September und Ende November genommen wurden, konnten Tiere im Hypolimnion gefunden werden. Die Verbreitung reichte teilweise sogar bis in Tiefen unter 30 m. Dennoch hielt sich der grösste Teil der Population weiterhin im Bereich oberhalb von 13 m Tiefe auf. Dies geht aus Abb. 32 deutlich hervor:

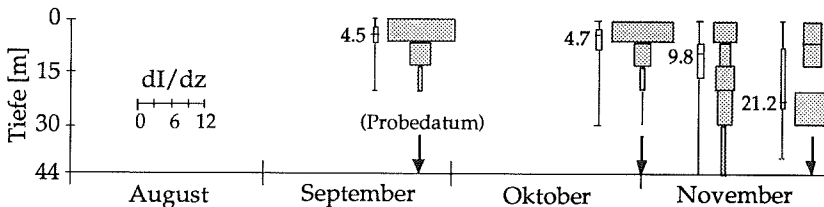


Abb. 32: Tiefenverteilung von *Leptodora kindtii* im Hallwilersee 1991 (schattierte Balken). Dazugehörige Box- and Whisker-Plots (hell) mit Median, Quartilen, Maximum, Minimum und Tiefe des Medians [m]. Skala links: Dimension der einzelnen schattierten Häufigkeitsbalken [Ind./m³].

Das untere Quartil liegt sowohl bei den Proben von 1985 mit Werten um sechs Meter, wie auch bei jenen bis zum Ende der Sommerstagnation des Jahres 1991 Anfang November, mit acht bis neun Metern Tiefe noch ganz klar im Epilimnion (Abb. 31 und 32). Mit dem Beginn der Zirkulation im November 1991 findet man dann aber plötzlich einen immer grösseren Anteil an der Gesamtpopulation im Hypolimnion (Abb. 32, 13.11/27.11). Im Dezember konnte an den drei Probedaten nur noch jeweils ein einzelnes Tier bzw. am 11. Dezember sogar kein einziges mehr erbeutet werden. Somit lässt sich nichts genaues aussagen über die Tiefenverbreitung von *Leptodora* gegen Ende des Jahreszyklus.

b) Sempachersee

Wie schon erwähnt, lagen aus der näheren Vergangenheit vor Sanierungsbeginn keine Proben vor. Auch Literaturangaben bezüglich der Tiefenverbreitung von *Leptodora kindtii* im Sempachersee sind eher spärlich. Einzig bei Jaussi (1972) und Blatter-Sommer (1976) fanden sich jeweils wenige Angaben zu dieser Art. In beiden Fällen wurden die Proben mit Wasserschöpfern gewonnen. Die grösste Individuendichte wurde gemäss dieser Daten im Jahre 1972 wie auch 1975 im Bereich zwischen der Seeoberfläche und 10 m Tiefe gefunden. Ganz vereinzelt wurden aber auch Tiere in tieferen Bereichen festgestellt, so 1972 am 24. August, wo von insgesamt 7 Tieren ein einzelnes Individuum (14.3 % der gefangenen Gesamtzahl) in 15 m Tiefe erbeutet wurde. Im Jahre 1975 wurde von insgesamt 66 *Leptodora* ein einziges Tier (1.5 % der gefangenen Gesamtzahl) unterhalb von 10 m Tiefe gefunden, nämlich am 16. August eines in 40 m Tiefe. Es könnte sich hierbei aber um ein verendetes Individuum gehandelt haben, das ins Hypolimnion absank und dort zufällig gefunden wurde. Möglicherweise wurde aber auch beim Absenken des Wasserschöpfers dieses Tier schon weiter oben erfasst, nach unten gezogen, dort eingeschlossen und so als in dieser Tiefe lebend interpretiert.

Der grösste Teil der *Leptodora*-Population schien sich somit in den Jahren 1972 und 1975 im Epilimnion sowie dem oberen Metalimnion aufzuhalten.

Im Jahre 1991 wurde sowohl Ende September wie auch Ende November der grösste Populationsanteil im Bereich zwischen der Seeoberfläche und 13 m Tiefe gefunden. Im Gegensatz zu den Proben von 1972 und 1975 wurden aber am 25. September doch immerhin 8 Individuen (4.8 % der gefangenen Gesamtzahl) unterhalb von 13 m Tiefe gefunden. Davon hielten sich sogar noch 5 Tiere (3.0 % der gefangenen Gesamtzahl) zwischen 20 und 30 m auf. Auch am 30. Oktober 1991 ergab sich ein ähnliches Bild. Von insgesamt 29 gefangenen *Leptodora* wurden 2 Tiere (6.9 % der gefangenen Gesamtzahl) zwischen 20 und 30 m Tiefe gefunden, ein einzelnes Individuum (3.4 % der gefangenen Gesamtzahl) sogar noch in einer Tiefe von mehr als 30 m. Insgesamt hielten sich also an diesem Datum 10.3 % der mittels der Stufenfänge erbeuteten Tiere im Hypolimnion auf. Der grösste Anteil der Population scheint sich aber auch im Sempachersee im Epilimnion bzw. dem oberem Metalimnion aufzuhalten: Das untere Quartil liegt bis Anfang Dezember im Bereich zwischen 9.4 und 10.7 m

Tiefe, also nur wenig tiefer, als schon für den Hallwilersee beschrieben (Abb. 33, 1. und 2. Diagramm).

Mit dem Einsetzen der Zirkulation im Herbst 1991 breitete sich *Leptodora* wie auch schon im Hallwilersee immer weiter in die Tiefe aus. Dies manifestierte sich darin, dass zwischen Mitte November und Mitte Dezember ein immer grösser werdender Anteil der jeweils gefangenen Tiere unterhalb von 13 m Tiefe gefunden wurden. Die unteren Quartile sanken auf über 24 m Tiefe ab (Abb. 33, 3. bis 6. Diagramm).

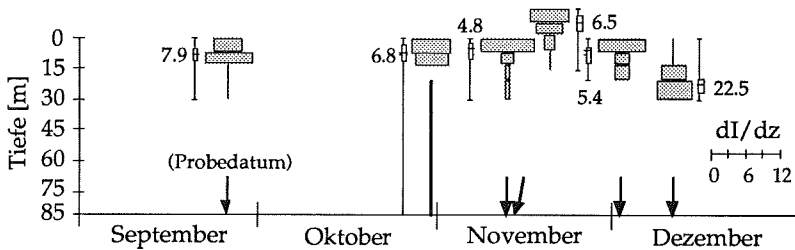


Abb. 32: Tiefenverteilung von *Leptodora kindtii* im Sempachersee 1991 (schattierte Balken). Dazugehörige Box- und Whisker-Plots (hell) mit Median, Quartilen, Maximum, Minimum und Tiefe des Medians [m]. Skala rechts: Dimension der einzelnen schattierten Häufigkeitsbalken [Ind./m³].

4. 2. 3. Interpretation

Als Folge der durch die Seesanierung bedingten besseren Sauerstoffversorgung des Meta- und Hypolimnion im Hallwiler- und Sempachersee konnte *Leptodora kindtii* ihren Lebensraum um wenige Meter in die Seetiefe ausdehnen. Dennoch lebte der grösste Teil der Population während der Sommerstagnation weiterhin im Epilimnion bzw. dem oberen Metalimnion. Erst mit dem Einsetzen der herbstlichen Zirkulationsphase breitete sie sich über einen grösseren Wasserkörper aus. Ev. hängt dieses Verhalten mit einer zu postulierenden Kälteflucht von *L. kindtii* zusammen. Diese lässt die Tiere während des Sommers und Frühherbstes vor der Kälte der tieferen Seeschichten zur wärmeren Seeoberfläche fliehen und sie im Epilimnion akkumulieren. Garton, Berg & Fletcher (1990) beschreiben eine geringe Toleranz gegenüber tiefen Temperaturen unter Laborbedingungen. Im Herbst war die Mortalität bei 15° C rund halb so gross wie bei 10° C. Durch die Abkühlung des Seewassers im Herbst und der daraus resultierenden Temperaturhomogenisierung auf einem tiefen Niveau verlor die Art ihre Orientierung und wurde als Folge davon auch in grösseren Tiefen gefunden. Zusätzlich dürfte sie durch die Zirkulation des Seewassers passiv verdriftet worden sein. Diese Theorie würde ebenfalls dadurch erhärtet, dass *L. kindtii* als Sommer- und Herbstform erst auftrat, wenn sich der Wasserkörper des Sees schon etwas erwärmt und geschichtet hatte. Sie verschwindet dann mit dem starken Abkühlen des Seewassers im Spätherbst recht schnell.

4. 3. Tiefenverbreitung der Eier von *Leptodora kindtii* im Sediment

Leptodora kindtii durchläuft in ihrem Jahreszyklus wie viele Cladoceren gemäßigter Zonen eine mehrmonatige Ruheperiode. Diese Zeit überbrückt sie in der Form von Dauereiern, die zwischen Ende Oktober und Ende Dezember produziert werden. Das Weibchen lässt die Eier als runde, $411 \mu\text{m}$ ($\pm 22.7 \mu\text{m}$) grosse, schwach opake Kugeln (Herzig 1985) (Abb. 34) im freien Wasser fallen, worauf sie auf den Gewässergrund absinken. Dort sollen sie nach Gerschler (1911) in den tieferen Seeregionen knapp über dem Gewässergrund schwebend als pelagische Eier die nächsten Monate bis zum Schlüpfen der neuen Generation verbringen.

Herzig (1985) fand bei Untersuchungen im österreichischen Mondsee beträchtliche Mengen von Dauereiern im Sediment. Er stellte dabei fest, dass immerhin noch 15.1 % der Eier aus einer Sedimenttiefe von zwischen 4 und 8 cm schlüpfen. Gleichzeitig durchgeführte Versuche über die Dormanz der Dauereier zeigten, dass unter Laborbedingungen nach durchschnittlich 108.6 Tagen der Nauplius schlüpfte (Minimale Dormanz: 63 Tage; maximale Dormanz 156 Tage).

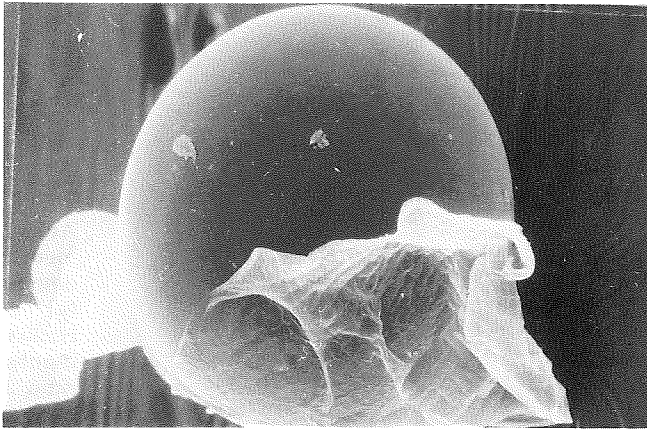


Abb. 34: Gesamtansicht eines Dauereies von *Leptodora kindtii*. In der unteren Eihälfte sind noch Teile einer das Ei umhüllenden Haut zu sehen. Diese Eihaut besitzt eine regelmässige, schuppenartige Struktur. (REM-Aufnahme, ————— = 100 μm).

4. 3. 1. Material und Methoden

Im Mai 1992 wurde die Tiefenverbreitung der Eier von *Leptodora kindtii* im Sem-pacher- und Hallwilerseesediment untersucht. Dies erfolgte mit der Hilfe eines Bohrlothes nach Ambühl (1985). Es besteht im wesentlichen aus einer mittels Fernauflöser (Fallgewicht) oben dicht verschliessbaren, beschwerten Plexiglas-

röhre von 11 cm Innendurchmesser (Probefläche: 95.03 cm²). Die Probenahme erfolgte jeweils an der Probestelle A (tiefste Stelle), wobei in beiden Seen 2 Bohrkern genommen wurden. Es konnte aber jeweils nur ein Kern ausgewertet werden.

Die so erhaltenen Sedimentproben wurden in den beidseitig verschlossenen Röhren (Abb. 35) vorsichtig ins Labor transportiert. Dabei erwies sich eine mindestens 20 cm hohe Wassersäule im Rohr über dem Sediment als wichtig, um ein Aufwirbeln der obersten Schicht des Sedimentes zu vermeiden.

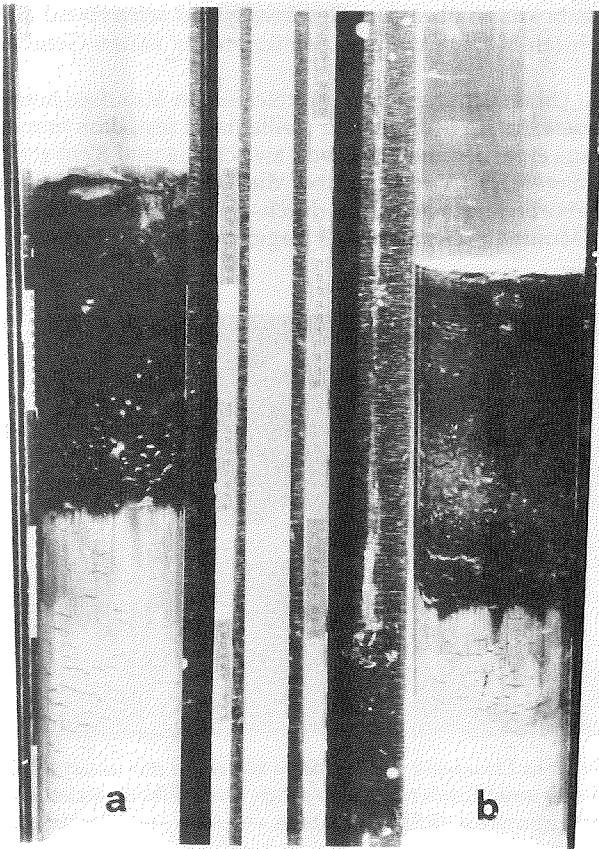


Abb. 35: Sedimentkerne aus dem Sempacher (a) und dem Hallwilersee (b). Deutlich sind die rund 20 cm dicken dunklen, anaeroben Ablagerungen über den hellen aeroben Schichten zu erkennen.

Bis zur weiteren Bearbeitung wurden sie bei 4° C aufbewahrt (max. 16 Stunden). Um die Tiefenverteilung der Eier zu messen, musste das Sediment in Scheiben geschnitten werden. Dazu wurde zunächst das überstehende Wasser vorsichtig abgesaugt und aufgefangen. Das weiche Sediment liess sich mittels einer Ausstossvorrichtung langsam nach oben aus der Plexiglasröhre drücken

und in jeweils wenige Zentimeter dicke Scheiben schneiden. Zur Dicke der Scheiben siehe Tab. 11. Sie wurden dann einzeln in Kunststoffbehältern wiederum bei 4° C zwischengelagert (max. 24 Stunden). Die rund 0.4 mm grossen Eier liessen sich mit der Hilfe einer Duschbrause leicht aus dem wesentlich feineren Sediment auswaschen (Maschenweite des Siebes: 250 µm) und mittels Stereomikroskop auszählen. Dabei ergab sich die Schwierigkeit, leere Eihüllen von noch nicht geschlüpften Eiern zu unterscheiden. Im allgemeinen waren die leeren Eihüllen mit schwarzem Sediment mehr oder weniger gefüllt und daher dunkel pigmentiert.

Insbesondere in einigen Zentimetern Tiefe fanden sich aber auch immer wieder grau-braune Eier, die noch mit Plasma gefüllt waren. Eine eindeutige Abgrenzung gegenüber leeren Hüllen war möglich, wenn die Eier gequetscht wurden. Trat dabei etwas gallertige Substanz aus (Abb. 36), so handelte es sich nicht um eine leere Hülle und das Ei wurde bei der Auszählung berücksichtigt. Zusätzlich wurde noch die spezifische Dichte der Eier von *L. kindtii* bestimmt. Damit sollte ermittelt werden, ob die Beobachtung von Gerschler (1911), wonach die Dauereier pelagisch seien, auf Grund ähnlicher spezifischer Dichte von Wasser und Eier zu erklären wäre. Dazu wurden aus einem ursprünglich im Sempachersee als Reserve gewonnenen Bohrkern die Eier separiert, indem die obersten 30 cm durch ein 250 µm Sieb nass ausgesiebt wurden. Jeweils 20 der so gewonnenen Eier wurden dann in Kochsalzlösungen unterschiedlicher Konzentration umgebettet. Die Herstellung dieser Lösungen erfolgte nach folgendem Schema: 20 ml Wasser_{dest.} wurden zwischen 0 und 2 g Kochsalz zugegeben und so Dichten zwischen 0.998 und 1.068 kg/l erzielt. Die Unterschiede in der Salzkonzentration betragen jeweils 100 mg/20, ml was einem Dichteunterschied von jeweils rund 0.007 kg/l entsprach (Weast *et al.* 1972). Je nach Dichte der Lösungen schwammen dann die Eier obenauf oder sanken auf den Grund des Gefässes. Für jede Konzentration wurde in der Folge die Anzahl der an der Oberfläche schwimmenden, der irgendwo in der Lösung schwebenden und der auf den Gefässgrund abgesunkenen Eier mittels eines Stereomikroskops ausgezählt. In dem Bereich, in welchem ein Teil obenauf schwamm, der andere Teil aber absank oder schwebte, wurde mit noch feineren Dichteunterschieden als oben beschrieben gearbeitet. Hier betrug die Salzgehalterhöhung von einer Lösung zur nächst konzentrierteren 50 mg NaCl/20 ml Wasser (Dichteunterschied 0.004 kg/l). Wichtig war, dass sehr schnell gearbeitet wurde, sobald die Eier in der Salzlösung lagen (max. 1 Min. bis zum Auszählen!). Damit konnte eine negative Beeinflussung des Resultates durch Osmose weitgehend vermieden werden. Mit anderen Salzen als NaCl hätte dies wohl vermieden werden können. Da aber von den bei Weast *et al.* (1972) tabellierten Substanzen diejenigen die eine wesentlich günstigere Osmolarität besitzen und gleichzeitig genügen gut löslich gewesen wären (BaCl•2H₂O, CsCl und andere), toxisch sind, wurde auf deren Gebrauch verzichtet.

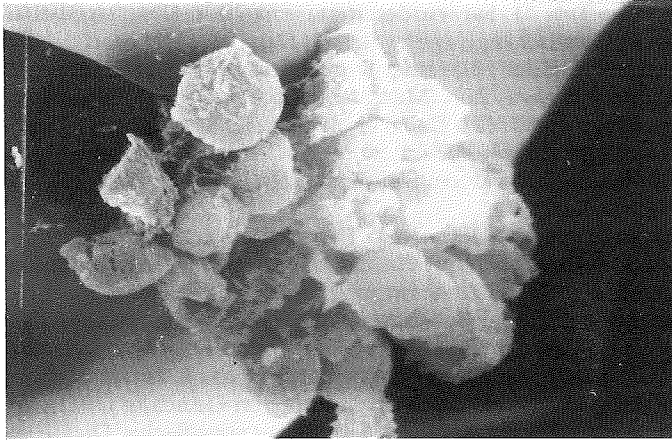


Abb. 36: Detail eines aufgeplatzten Dauereies von *Leptodora kindtii*. Durch den entstandenen Riss in der Eihülle ist ein Teil des Inhalts herausgequollen. Es dürfte sich bei den kugelförmigen Körpern, die ausgetreten sind, um einzelne Zellen handeln. (REM-Aufnahme, ————— = 10 μ m).

4. 3. 2. Ergebnisse

a) Hallwilersee

In der rund 40 cm hohen Wassersäule über dem Sediment konnten keine Eier von *Leptodora kindtii* gefunden werden. In der obersten 2 cm dicken Schicht fanden sich 278 Eier pro Liter Substrat. Mit fortschreitender Tiefe nahm die Eizahl zu, um zwischen 4 - 6 cm mit knapp 1700 Eiern pro Liter ein Maximum zu erreichen. In grösserer Tiefe wurden immer weniger Eier gefunden, und unterhalb von 20 cm konnten keine mehr nachgewiesen werden (Tab. 11). Herzig (1985) fand eine etwas andere Verteilung im Mondsee: Im Sediment dieses Gewässers nahm die Eizahl von der Oberfläche kontinuierlich bis in eine Tiefe von 16 cm ab. Rund 70 % aller Eier befanden sich in den obersten 6 cm. Im Hallwilersee waren dagegen nur 61 % der Eier in den obersten 6 cm zu finden. Und wie schon erwähnt, war die Tiefenverteilung in diesem Bereich gerade umgekehrt.

Für die Zunahme der Eizahl bis in 6 cm Tiefe könnte *Chaoborus flavicans* verantwortlich sein. Die Larven dieser Art begünstigen vermutlich bei ihrem Ein-graben ins Sediment ein Einsinken der Eier von *Leptodora*. Dies wird auch durch die Beobachtung bestätigt, dass die *Chaoborus*-Larven in den obersten Schichten entsprechend häufig gefunden wurden (Tab. 4, Kapitel 3. 3. 2.).

Tab. 11: Verteilung der Dauereier von *Leptodora kindtii* im Sediment an der jeweils tiefsten Stelle des Hallwiler- und Sempachersees am 21. 5. 92.

Sedimenttiefe	Hallwilersee (Eier/l)	Sempachersee (Eier/l)
0 - 2 cm	278	352
2 - 4 cm	368	536
4 - 6 cm	1699	1641
6 - 8 cm	957	794
8 - 10 cm	462	557
10 - 15 cm	61	1849
15 - 20 cm	4	1239
20 - 25 cm	0	1584

b) Sempachersee

Auch im Sempachersee konnten im freien Wasser über dem Sediment keine *Leptodora kindtii*-Eier gefunden werden. Ebenso war die Verteilung der Eier in den obersten 10 cm sehr ähnlich wie im Hallwilersee: So nahm hier die Eizahl ebenfalls bis in 6 cm Tiefe zu und darunter zunächst wieder ab. Auch in diesem See dürfte die Verteilung in den obersten Zentimetern auf Bioturbation zurückzuführen sein. Bei der geringen Individuendichte der Larven von *Chaoborus flavicans* konnte diese Art aber wohl nur unbedeutend dazu beigetragen haben.

Tab. 12: Verteilung der Oligochaeten im Sediment an der tiefsten Stelle des Sempachersees. (Im Sediment des Hallwilersee wurden ebenso wie bei Stössel (1992) keine Oligochaeten gefunden)

Sedimenttiefe	Oligochaeten/l
0 2 cm	121.0
2 4 cm	89.4
4 6 cm	94.7
6 8 cm	15.8
8 10 cm	42.1
10 15 cm	25.3
15 20 cm	0
20 25 cm	0

An der tiefsten Stelle des Sees lebte hingegen eine beträchtliche Anzahl von Oligochaeten (Tab. 12). Ihre grabende Tätigkeit dürfte hier die Eier von der Oberfläche ins Sediment eingearbeitet haben. Erstaunlicherweise nahm unterhalb von 10 cm Sedimenttiefe die Zahl der Eier von *Leptodora* wieder beträchtlich zu (Tab. 11). Fanden sich in den obersten 10 cm noch durchschnittlich 776 Eier/l, so lag die Dichte zwischen 10 und 25 cm mit durchschnittlich 1557 Eiern/l rund doppelt so hoch!

Es ist kaum anzunehmen, dass diese allein als Folge der Bioturbation bis in eine Tiefe von mehr als 15 cm

verfrachtet wurden, dies insbesondere auch unter dem Aspekt, dass so weit unter der Oberfläche keine lebenden Organismen mehr gefunden wurden, welche dazu in der Lage gewesen wären. Ein unterschiedlich tiefes Einsinken als Folge einer sehr wässrigen Sedimentstruktur könnte als mögliche Ursache in Frage

kommen. Vergleiche des jährlichen Sedimentwachstums von Hallwiler- und Sempachersee anhand von geschnittenen und fotografierten Sedimentstichen ergaben unter der Annahme einer für beide Seen etwa gleichen jährlichen Ablagerungsmenge eine etwas lockerere Struktur:

Sempachersee: 10 cm = 25 Jahre
Hallwilersee: 10 cm = 37 Jahre

Ob diese Unterschiede jedoch verantwortlich sind für eine so stark abweichende Verteilung, mag zumindest bezweifelt werden. Eher wahrscheinlich ist, dass es sich bei diesen Eiern um alte, nicht geschlüpfte Exemplare handeln könnte. Eine Bestätigung dieser Hypothese sollte eine Färbung der DNA mittels Acridinorangefärbung nach Bühner (1977, modifiziert) ergeben. Basierend auf der Annahme, dass die DNA von alten, abgestorbenen Eiern abgebaut und deshalb nicht mehr nachweisbar wäre, hätten sich somit alte Eier anders gefärbt als noch entwicklungsfähige. Durch das im Vergleich zu Bakterien sehr grosse Volumen der Eier ergaben sich aber erhebliche Schwierigkeiten mit dem Anfärben, so dass dieser Nachweis leider nicht durchführbar war.

4. 3. 4. Dichte der Dauereier von *Leptodora kindtii*

In Sempacherseewasser aus dem Bereich der grössten Tiefe sanken alle Eier von *Leptodora kindtii* auf den Boden des Versuchsgefässes ab, d. h. sie hatten eine grössere Dichte als das sie umgebende Wasser. Das gleiche Bild ergab sich bei destilliertem Wasser.

Erst bei einer Salzkonzentration von 37.5 g NaCl/l Wasser (Dichte 1.0261 kg/l, Weast *et al.* 1972) schwammen die ersten Eier und hatten somit eine geringere Dichte als diese Salzlösung. Die Anzahl der auf den Boden abgesunkenen Dauereier nahm dann mit zunehmendem Salzgehalt kontinuierlich ab. Die höchste Dichte, bei der noch Eier auf dem Boden lagen, betrug 1.0331 kg/l (47.5 g NaCl/l Wasser). Ab einer Salinität von 50 g NaCl/l Wasser (Dichte 1.0352 kg/l) schwammen alle 20 Versuchseier an der Oberfläche und hatten somit eine geringere Dichte als diese Lösung. Im Bereich von 1.0279 und 1.0331 kg/l schwebten auch immer noch einzelne Eier, d. h. sie hatten die gleiche Dichte wie die entsprechende Lösung (Abb. 37).

Insgesamt lässt sich somit feststellen, dass die Dichte der Dauereier von *Leptodora* grösser ist als jene des Seewassers. Sie liegt im Bereich zwischen 1.0261 und 1.0352 kg/l und somit im Bereich von Meerwasser.

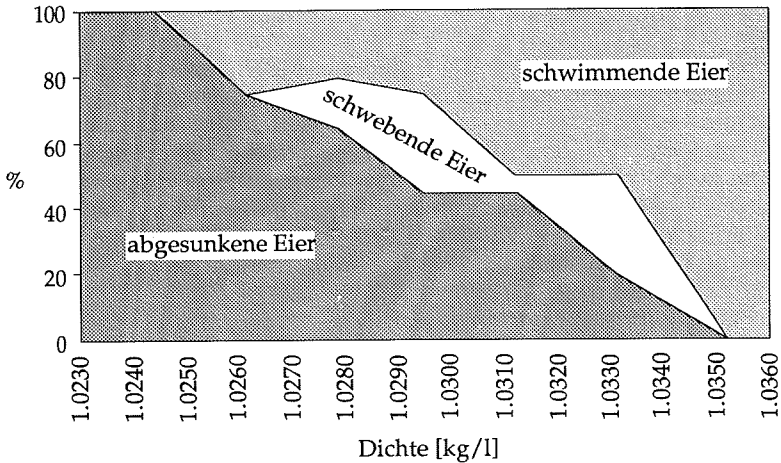


Abb. 37: Verhalten von *Leptodora kindtii*-Dauereiern in Kochsalzlösungen unterschiedlicher Konzentration.

4. 3. 4. 1. Diskussion

In keinem der beiden untersuchten Seen konnten pelagische Dauereier von *Leptodora kindtii* (Gerschler 1911), welche knapp über dem Sediment hätten schweben müssen, gefunden werden. Auch Herzig (1985) hatte anscheinend keine Eier ausserhalb des Sedimentes gefunden. Die Ansicht Gerschlers, dass *Leptodora* als einzige Crustaceenart echt pelagische Eier habe, muss auf Grund der vorliegenden Resultate zumindest für die untersuchten Seen revidiert werden. Für allgemein gültige Aussagen wären weitere Untersuchungen an einer grösseren Zahl von Seen, möglichst über das ganze Verbreitungsgebiet der Art verteilt, nötig. Zumindest spricht aber hier die ermittelte spezifische Dichte der Dauereier aus dem Sempachersee dagegen, dass in anderen Gebieten diese Eier schweben würden. Allenfalls wäre dies in Brackwasser zu erwarten.

4. 4. Einzelheiten zur Morphologie von *Leptodora kindtii*

Als relativ seltene Cladocerenart ist *Leptodora kindtii* anscheinend noch nicht im Raster-Elektronenmikroskop untersucht worden. Zwar finden sich bei Gerschler (1911) sehr gute Beschreibungen, eine gezeichnete Gesamtansicht sowie auch eine Fotografie der Ruderantenne. Details der Feinstruktur der Haut wie auch der Gliedmassen und Antennen kommen aber darin nicht zum Ausdruck. So soll an dieser Stelle versucht werden, einige ergänzende Befunde aufzuzeigen.

ne, quer zur Längsachse des Tieres verlaufende Punktgruppen zu erkennen. Bei stärkerer Vergrößerung werden kleine Gruppen von nach hinten gerichteten Dornen erkennbar. Auf dem Abdomen sitzen sie in regelmässigen Abständen nebeneinander. Meist handelt es sich dabei um Zweier- und Dreiergruppen. Diese sind mehr oder weniger quer zur Längsachse des Tieres angeordnet (Abb. 39 b). Die einzelnen Dornen sind rund $3.1 \mu\text{m}$ lang und an der Basis ca. $2.3 \mu\text{m}$ breit. Auf der Abdominalgabel konnte eine etwas andere Verteilung gefunden werden. Die Dornen sind in jenem Bereich in Gruppen angeordnet, welche parallel zur Längsachse des Tieres verlaufen. Sie können bis zu 12 Einzeldornen umfassen und sind länger und spitzer als auf dem Abdomen. Wie dort stehen sie auf der Abdominalgabel in spitzem Winkel zur Haut und ebenso nach hinten gerichtet (Abb. 39 c). Mit einer Länge von bis zu $5 \mu\text{m}$ sind sie erheblich grösser. Noch grösser sind wie erwähnt die Ventraldornen auf der Abdominalgabel. Diese erreichen eine Länge bis $20 \mu\text{m}$.

Im Bereich des Thorax, des Kopfes wie auch des Fangkorbes konnten bisher keine vergleichbaren Strukturen gefunden werden. Hier scheint die leicht faltige Haut völlig dornenlos zu sein (Abb. 39 d).

4. 4. 4. Mundöffnung von *Leptodora kindtii*

Im vorderen Kopfbereich befindet sich etwas hinter der Mitte zwischen dem 1. Antennenpaar und dem vorderen Ende des Kopfes eine kleine Öffnung (Abb. 40 a). Es handelt sich dabei um den Mund des Tieres. Bei stärkerer Vergrößerung präsentiert sich dieser als längliche Öffnung. Diese befindet sich etwas erhöht auf einer kegelförmigen Epidermiserhebung, so dass das Ganze einem winzigen Vulkan mit spaltförmigem Krater gleicht (Abb. 40 b). Der leicht ovale Kegel hat an der Basis einen maximalen Durchmesser von rund $30 \mu\text{m}$.

Gerschler (1911) beschreibt den Mund als "zweilippige Querspalte", der "nur flüssige, also leicht verdauliche und resorbierbare Nahrung" aufnehmen könne. Diese Annahme dürfte sich bei der sehr geringen Grösse der Mundspalte als vertretbare Hypothese erweisen. Falls auch feste Partikel aufgenommen würden, so dürften diese eine maximale Grösse von $10 \mu\text{m}$ nicht überschreiten. Dagegen spricht jedoch die Tatsache, dass im Darm keine identifizierbaren Teile der Beute (*Daphnia*, *Cyclops* usw., vergl. Kapitel 1. 1. 2.) gefunden werden können, sondern nur "Nahrungsbrei" (Gerschler 1911). Weiter schreibt der gleiche Autor, dass mit Hilfe reusenartig um die Mundöffnung angeordneter Borsten zu grosse Teile besser vom Mund ferngehalten werden könnten. Es findet sich jedoch keine derartige Struktur im vorderen Kopfbereich. Im Gegenteil, die Epidermis erscheint hier glatt und strukturlos. Die auf Abb. 40 a sichtbaren feinen Längsfalten dürften ein Artefakt der REM-Präparation darstellen.

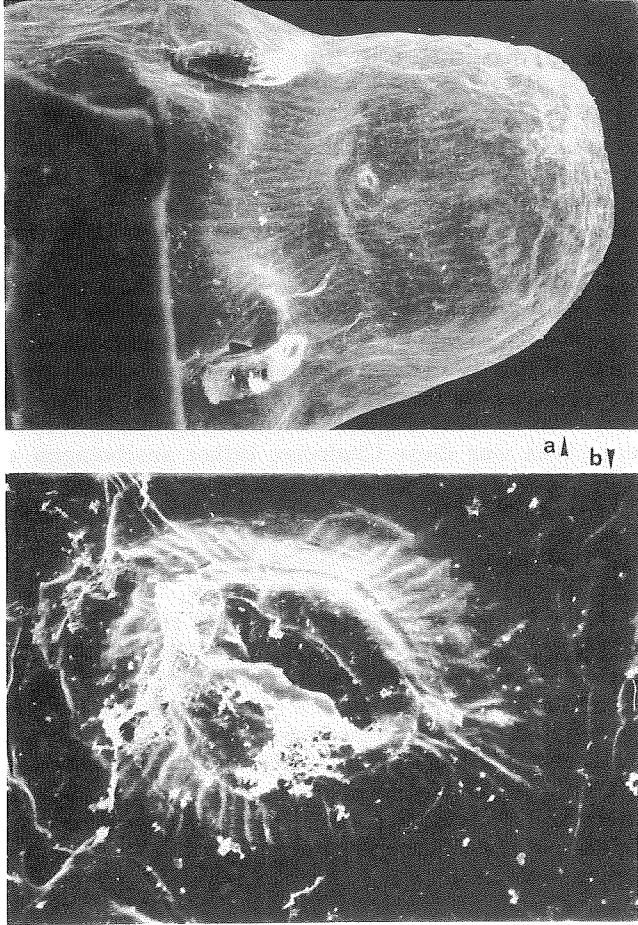


Abb. 40: Vorderer Kopfbereich von *Leptodora kindtii*. Deutlich ist zwischen dem 1. Antennenpaar und dem Kopfe die spaltförmige Mundöffnung zu erkennen (a) (REM-Aufnahme, ————— = 0.1 mm). Diese erscheint bei stärkerer Vergrößerung als vulkanartige Epidermiserhebung (b). Die ca. 11 μm breite Mundöffnung befindet sich am höchsten Punkt des Kegels und ist spaltförmig (REM-Aufnahme, ————— = 10 μm).

5. UNTERSUCHUNGEN AN *BYTHOTREPHES LONGIMANUS*

5. 1. Populationsdynamik von *Bythotrephes longimanus* im Hallwilersee

Die dritte untersuchte Art ist die räuberische Cladocere *Bythotrephes longimanus*. Nach Burckhardt (1900) kommt die Art im schweizerischen Mittelland insbesondere in über 100 m tiefen Seen vor. Sie wurde aber auch vereinzelt aus weniger tiefen Gewässern wie dem Bielersee (76 m) (Stebler 1977), sowie in Holland sogar aus flachen Wasserreservoirien (Ketelaars & Breemen 1993) beschrieben. In keinem der drei untersuchten Seen war die Art bisher nachgewiesen worden. Da *Bythotrephes longimanus* im Alpenraum insbesondere für tiefe Gewässer charakteristisch zu sein scheint, wäre ein Vorkommen in einem der drei Seen am ehesten für den 87 m tiefen Sempachersee zu erwarten gewesen. Aber weder in den Arbeiten von Jaussi (1972), Blatter-Sommer (1976) noch derjenigen von Marti (1986) ist diesbezüglich ein Hinweis zu finden. Auch in den beiden flacheren Seen war diese Cladocere bisher anscheinend unbekannt (Brutschy 1921, Adam & Birrer 1943). So erstaunte es um so mehr, als 1982 *Bythotrephes longimanus* im flachsten der drei Seen, dem Hallwilersee, auftauchte.

5. 1. 1. Material und Methoden

1982 führte das Aargauer Gewässerschutzamt mit einem Planktonnetz (Maschenweite 95 μm , Fangfläche 50.23 cm^2) Zooplanktonfänge im Hallwilersee durch. Dabei wurden die Bereiche vom Grund bis in 13 m Tiefe, sowie zwischen 13 m und der Seeoberfläche jeweils getrennt beprobt. Die Probenahmestelle befand sich an der tiefsten Stelle des Sees (Stelle A, Abb. 2).

Die Planktonfänge in den Jahren 1985 bis 1990 erfolgten mit einem etwas grösseren Netz (Maschenweite 95 μm , Fangfläche 113 cm^2). Sonst unterschied sich nichts von der schon 1982 angewandten Methode. Dieses Material aus den Jahren 1982 bis 1990 stand zur Verfügung, musste jedoch zum grössten Teil nochmals ausgezählt werden.

1991 wurde mit einem noch grösseren Netz gearbeitet (Maschenweite 250 μm , Fangfläche 545 cm^2) wobei nur noch eine Probe vom Grund bis an die Oberfläche gewonnen wurde. Abtöten, Konservieren und Auszählen wurde bei allen Proben in der in Kapitel 2. 2. beschriebenen Art und Weise durchgeführt.

5. 1. 2. Ergebnisse

Im Sommer 1982 wurde im Hallwilersee zum ersten Mal *Bythotrephes longimanus* gefunden. Am 7. Juli wurde eine Individuendichte von über 2350 Tieren/ m^2 festgestellt. Dabei handelte es sich um je 50 % juvenile und adulte Krebse. Innerhalb der nächsten zwei Wochen nahm die Dichte dann stark zu und erreichte mit total 26677 Tieren/ m^2 das Maximum in diesem Jahr. Nach einem kurzen Einbruch konnte am 18. August 1982 ein zweites, mit rund 8150 Individuen/ m^2 allerdings erheblich geringeres Maximum beobachtet werden.

Die Abundanz nahm dann gegen Ende des Monats August wieder ab, und am 1. September wurden die letzten Tiere gefangen (Abb. 41).

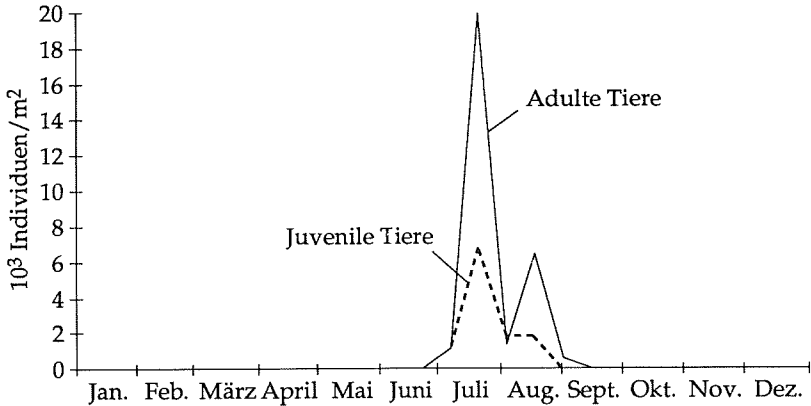


Abb. 41: Häufigkeit von *Bythotrephes longimanus* im Pelagial des Hallwilersees an der tiefsten Stelle (1982).

Im Gegensatz zur Altersstruktur von *Leptodora kindtii* wurden bei *Bythotrephes longimanus* in keinem Fall mehr juvenile Individuen als adulte gefunden. Dies könnte auf ein sehr schnelles Wachstum dieser Art zurückzuführen sein.

Auf Grund der vorliegenden Daten muss angenommen werden, dass *Bythotrephes longimanus* im Hallwilersee in erster Linie im Epilimnion lebte. Dies ganz im Gegensatz zu seinem Namen (*Bythotrephes* = Tiefseenaahrung, Heuscher 1916). Ausser am 18. August 1982 wurden keine Tiere unterhalb von 13 m gefunden. An diesem einen Datum hielten sich 92.7 % der gefangenen Individuen unterhalb dieser Tiefe auf. Dabei handelte es sich zu 78.9 % um grosse Individuen. Die Verteilung deckte sich somit mit den Angaben von Flössner (1972), wonach die Art im Sommer im Bereich bis 15 m zu finden sein soll. Lozeron (1902) und Heuscher (1916) erwähnten auch Funde im Zürichsee bis in 50 m Tiefe.

Aus den Jahren 1983 und 1984 waren keine Proben verfügbar, so dass über ein allfälliges Auftreten der Art in diesem Zeitraum keine Aussagen möglich sind. Von 1985 bis Ende 1990 konnte kein weiterer Nachweis von *Bythotrephes longimanus* für den Hallwilersee erbracht werden. Erst im Jahre 1991 wurden erneut einige wenige Tiere an einem einzigen Tag, dem 11. Juli gefunden. In vier Netzzügen wurden total 33 Individuen gefangen. Dies entspricht einer durchschnittlichen Dichte von 151.4 Tieren/m² (Standardabweichung: 43.5 % des Mittelwertes). Dies blieb der bisher einzige weitere Fund in Planktonproben nach 1982. Einzig in einem Felchenmagen liess sich *Bythotrephes longimanus* einige Monate später nochmals für den Hallwilersee nachweisen (vergl. Kapitel 6. 4.).

5. 1. 3. Diskussion des Verschwindens und erneuten Auftauchens von *Bythotrephes longimanus* im Hallwilersee

Während neun Jahren wurde im Hallwilersee *Bythotrephes longimanus* nicht mehr nachgewiesen. Was in der Zwischenzeit mit dieser Art geschah, kann mit den zur Verfügung stehenden Daten nicht beantwortet werden. Ev. konnte sie als Folge sehr geringer Individuendichten und nur kurzzeitigem Auftreten nie in Planktonproben nachgewiesen werden. Um diese Cladocere in Zukunft häufiger zu finden, müsste die Bevorzugung von *Bythotrephes longimanus* als Nahrung planktivorer Fische genutzt werden: Nauwerck, Mugidde & Ritterbusch (1990) geben *Bythotrephes longimanus* als bevorzugte Nahrung von Seelauben (*Chalcalburnus chalcoides mento*) im österreichischen Mondsee an. Sie fanden in Fischmägen eine über 200-fache Anreicherung gegenüber dem Freiwasser, bezogen auf die gesamte epilimnische Zooplanktonbiomasse. Im Vergleich dazu wurde *Daphnia longispina* nur rund 4 mal häufiger in den Mägen wie im Freiwasser gefunden. Dies deckt sich auch mit den Resultaten aus den Fischmagenuntersuchungen von 1982 (vergl. Kapitel 6. 4.). Falls *Bythotrephes longimanus* in Planktonfängen aus dem Hallwilersee also weiterhin so sporadisch auftreten sollte wie bisher, so könnten regelmässige Fischmagenuntersuchungen in den Monaten Juni bis September ein häufigeres Auftreten nachweisen.

Falls die Art aber auch mit dieser Methode weiterhin nur lückenhaft gefunden werden sollte, so stellt sich die Frage, woher die jeweilige sporadische Wiederbesiedelung stammt. Naheliegender erscheint das plötzliche Schlüpfen einer neuen Generation nach einer mehrjährigen Dormanz als Dauereier. Eine so lange Zeitspanne überdauernde Eier sind etwa von der halophilen Crustaceenart *Artemia salina* bekannt (Flössner 1972), und auch Nipkow (1961) fand bei der Rotifere *Polyarthra dolichoptera* mit bis zu 35 Jahren sehr lange Dauereier-Dormanzen. Herzig (1985) gibt aber als durchschnittliche Dormanz der Dauereier von *Bythotrephes longimanus* unter Laborbedingungen zwischen 66 und 209 Tage (\bar{X} 113.9 Tage) an. Die maximal gefundene Zeitspanne von rund sieben Monaten stellt aber nur etwa den fünfzehnten Teil der im Hallwilersee beobachteten neun Jahre dar! So erscheint diese Theorie als eher unwahrscheinlich.

Als weitere Möglichkeit müsste auch noch die weitgehende Dezimierung etwa durch Fische und spätere Wiederbesiedlung in Betracht gezogen werden. Möglich wäre eine Einschleppung durch Wasservögel aus dem nahen Vierwaldstättersee, wo *Bythotrephes longimanus* vorkommt. Ob jedoch eine solche Impfung für eine erneute Besiedelung ausreichen würde, ist ungewiss. Weil die Vermehrung im Frühjahr und Sommer rein parthenogenetisch erfolgt (Flössner 1972), wäre dies immerhin möglich. Weshalb aber wurde *Bythotrephes longimanus* bisher in den beiden benachbarten Gewässern Baldegger- und Sempachersee noch nie auf diese Weise eingeschleppt und dann nachgewiesen? Eine Feststellung, die auch diese Theorie als eher unwahrscheinlich erscheinen lässt.

6. FISCH E ALS PRADATOREN VON CRUSTACEEN UND DIPTERENLARVEN

Grosse Planktonorganismen und insbesondere *Bythotrephes longimanus* stellen eine wichtige Fischnahrung dar (Nauwerck, Mugidde & Ritterbusch 1990). Deshalb wurde versucht, auch die Fischpopulationen in den untersuchten Seen zu studieren. Fische sind aber weniger leicht quantitativ zu erfassen als planktische Makroinvertebraten. So musste hierfur eine Methode verwendet werden, die erlaubt, die Fische direkt zu beobachten. Die Fange von Berufsfischern stellen dabei nur zufallige Momentaufnahmen der Fischpopulationen dar und sind zudem auf die in den Netzen verbleibenden adulten oder zumindest semiadulten Individuen beschrankt. Elektrisches Abfischen scheidet wegen des grossen Seevolumens aus, ebenso jede andere Abfischmethode. So erschienen Echolotaufnahmen bestimmter Seegebiete als brauchbarste Methode.

6. 1. Material und Methoden

Als Echolot wurde der besseren Handhabung wegen im Gegensatz zu Kapitel 3. 1. 2. 2. das Gerat LOWRANCE X-16 gewahlt (Tab. 13). Die Messtiefe wurde der jeweiligen Seetiefe angepasst und betrug beim Sempachersee 2 - 85 m, beim Hallwilersee 2 - 45 m. Beim Baldeggersee wurden keine Echolotmessungen durchgefuhrt.

Tab. 13: Technische Daten des Echolotes LOWRANCE X-16

Schallfrequenz	192 kHz
Pulsabstand	30 - 2000 μ sec
Dauerausgangsleistung	200 Watt
Spitzenausgangsleistung	1600 Watt
Empfangsempfindlichkeit	- 85dB
Sendewinkel	20°

Zur Erfassung der Fische wurde jeweils an dem am nachsten bei der Einmundung des grossten Seezuflusses gelegenen Beluftungs-Diffusor mit der Echolotaufnahme begonnen. Die aufsteigenden Gasblasen waren auf dem Echogramm als deutliche, breite Linie zwischen Seegrund und Oberflache zu erkennen. Sie diente bei der spateren Auswertung als Nulllinie. Von diesem Diffusor aus wurde mit dem Motorboot moglichst langsam in Richtung Mundung des Hauptzuflusses gefahren. So ergaben sich als Messdistanzen fur den Sempachersee 2.5 km, fur den Hallwilersee 4.3 km. Das Gerat wurde mittels der Empfindlichkeit- und Graustufenregulierung so eingestellt, dass Fische als deutliche, nach oben weisende Pfeilspitzen registriert wurden. Andere Signale, z. B. von Planktonschwarmen oder unterschiedlich dichten Seeschichten, konnten so grostenteils ausgeschaltet werden. Die Auswertung der erhaltenen Echogramme erfolgte mit Hilfe eines Digitalisiertableaus Summagraphics SUM-

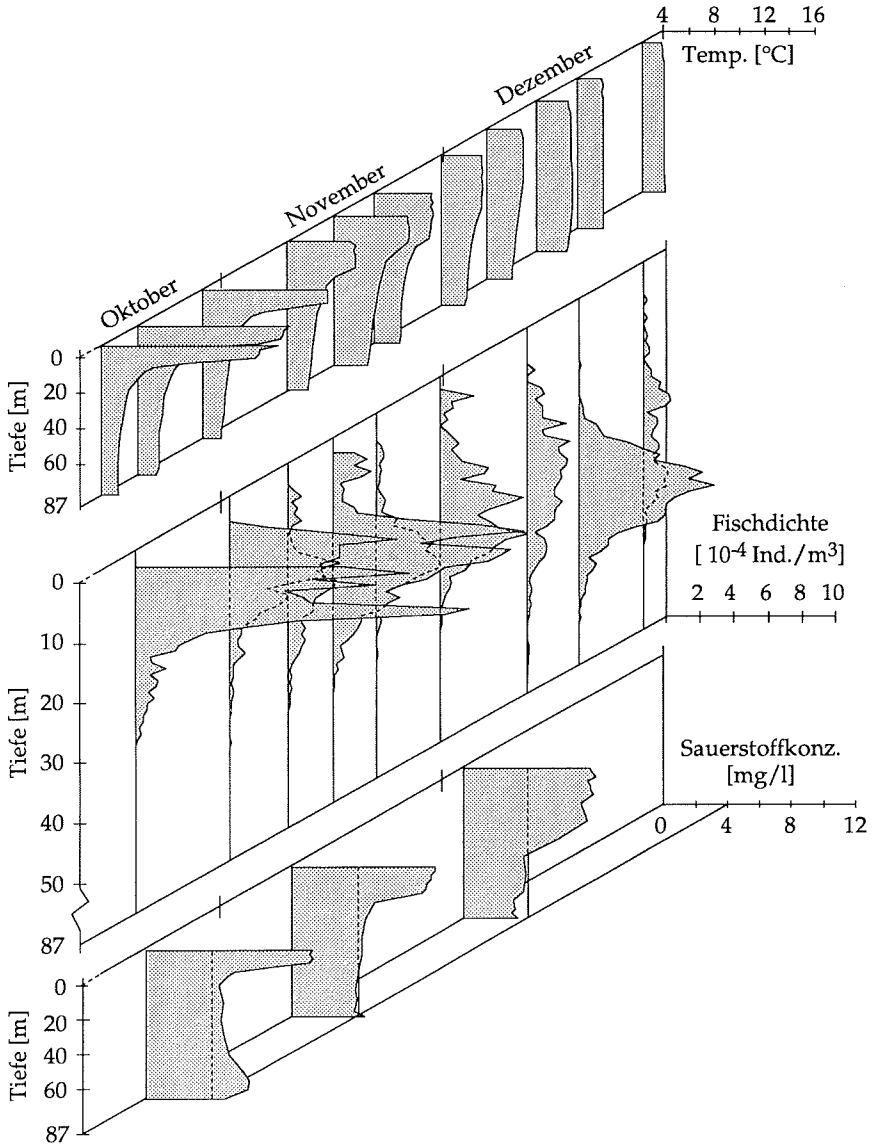


Abb. 42: Tiefenverteilung der Fische im südlichen Teil des Sempachersees, sowie Temperatur- und Sauerstoffkonzentration an der tiefsten Stelle des Sees im Herbst 1990

war, weil die pelagischen Fische in tieferen Schichten lebten und deshalb diesem Planktonen kaum begegneten, liess sich nicht erhärten. Unter der Annahme, dass sich die beobachtete Tendenz in Richtung Sommer umkehren würde, muss angenommen werden, dass die Fische vor dem Beginn der Beobachtungen nur gleich tief oder sogar noch oberflächennäher lebten als im Oktober. Somit hätten sich die Lebensräume zu einem beträchtlichen Teil überlappt. Dies wiederum hätte aber bedeutet, dass *Leptodora kindtii* im Sempachersee für Fische keine bevorzugte Nahrung darstellte. Die Abundanz von pelagischen Fischen schien somit in diesem See kein massgebend limitierender Faktor für *Leptodora* zu sein. Eine hohe Fischdichte könnte für die Population sogar förderlich sein, indem Konkurrenten wie etwa *Chaoborus flavicans* weggefressen werden.

6. 3. Horizontale Verteilung der Fische

6. 3. 1. Ergebnisse

a) Hallwilersee

Aus den gleichen Gründen wie bei der Tiefenverteilung (Kapitel 6. 3. 1.) beschrieben, konnte im Hallwilersee auch keine horizontale Verteilung der Fische ermittelt werden.

b) Sempachersee

Zu Beginn der Untersuchungen am 18. Oktober 1990 wurden in der Nähe der Diffusoren die meisten Fische geortet. In rund 300 m Abstand war die Individuendichte erheblich geringer, blieb dann aber bis in rund 1.8 km Abstand mehr oder weniger gleich. Erst auf den südöstlichsten 800 m der Untersuchungsstrecke folgte eine weitere Abundanzabnahme.

Am 1. November war die Verteilung auf der Messstrecke homogener und es konnte kein klares Dichtemaximum gefunden werden. Dennoch schienen sich die Fische mehr in der Seemitte als in der Nähe der Halde des südöstlichen Querufers aufzuhalten. Am 8. November wurde erneut ein deutliches Abundanzmaximum in geringem Abstand von den Diffusoren festgestellt. Knapp 1 km südöstlich davon wurden dagegen nur sehr wenige Tiere beobachtet, während sich ein zweites Maximum in rund 1.5 km Entfernung von der Sanierungsanlage finden liess. Auch an diesem Datum wurden an der Halde vor Sempach nur noch wenige Tiere geortet (Abb. 43).

Am 15. November ergab sich wieder ein ähnlich homogenes Bild wie zu Beginn des Monats. Mit fortschreitendem Jahresverlauf verschoben sich in der Folge die Abundanzmaxima stark. Lagen sie zwischen Oktober und Mitte November noch in geringem Abstand von der Sanierungsanlage, so wurden die grössten Individuenzahlen ab dem 30. November jeweils in einem Abstand von 1.5 bis 2 km von den Diffusoren beobachtet. In deren unmittelbarer Umgebung liessen

sich zwar immer noch Fische orten, jedoch im Verhaltnis zur Gesamtzahl weniger als bei den fruheren Untersuchungen.

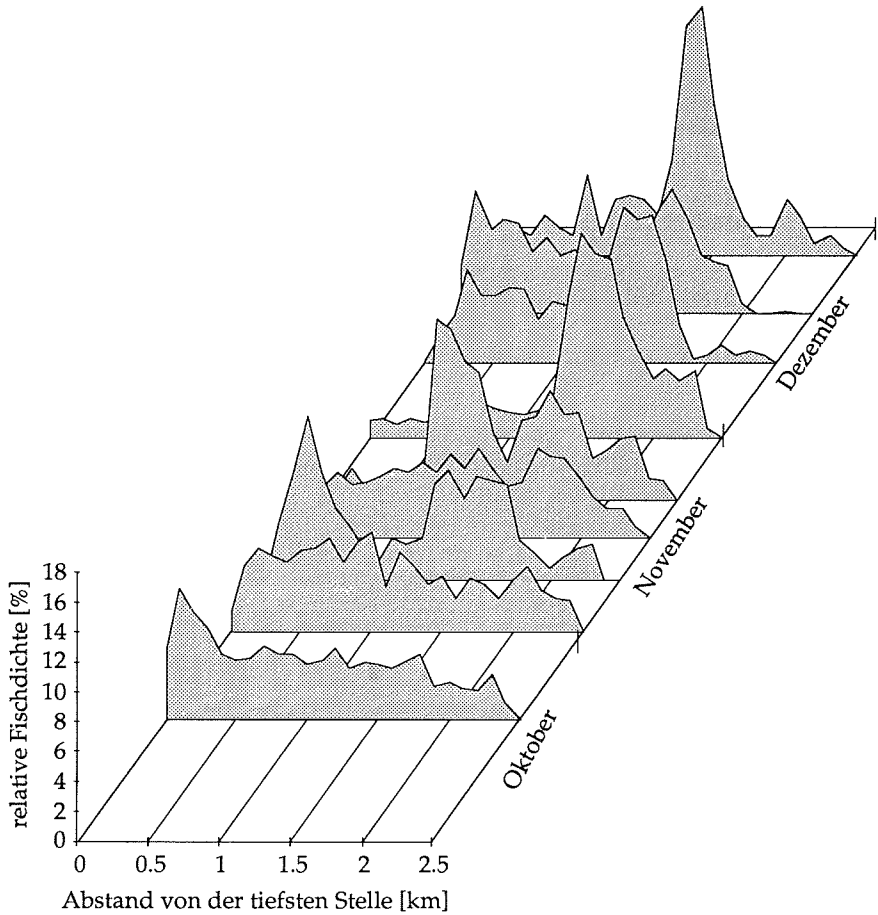


Abb. 43: Horizontale Verteilung der Fische auf dem sudlichen Langstransekt des Sempersees im Herbst 1990.

Damit ergab sich ein etwas anderes Bild als bei den carnivoren Zooplanktern. In Kapitel 3. 2. und 4. 1. 5. wurde gegen den Herbst mit zunehmendem Abstand von den Diffusoren eine deutliche Abundanzverringeringung beschrieben. Die Fische verhielten sich genau gegenteilig, indem ihre Abundanz in Abhangigkeit von der Zeit und des Abstandes zunahm.

6. 4. Magen-Darmuntersuchungen an Coregoniden aus dem Hallwilersee

Bei den Magen-Darmanalysen aus den Jahren 1981 und 1982 fällt auf, dass der überwiegende Anteil des Inhaltes aus *Bythotrephes longimanus* bestand. Insbesondere das Material vom August 1982 wies mit teilweise mehr als 3500 Individuen/Magen beinahe nur Tiere dieser Cladocerenart auf (Tab. 14). Dagegen wurden erheblich weniger *Leptodora kindtii*, andere Cladoceren und *Chaoborus flavicans* gefunden. Der überwiegende Anteil der restlichen Cladoceren bestand, soweit eine Bestimmung überhaupt möglich war, aus Tieren der Gattung *Daphnia*. Nur im Verdauungstrakt eines einzigen Tieres konnte ein einzelner Copepode gefunden werden (Tab. 14). Es muss daher angenommen werden, dass die Felchen in dieser Zeit im Hallwilersee zu einem grossen Teil von *Bythotrephes longimanus* lebten und diese bevorzugt fingen, sei es durch aktive Selektion oder weil die untersuchten Tiere aus einer Tiefe stammten, in der ein grosser Teil des Planktons aus den anscheinend bevorzugten Arten bestand. Ähnliche Beobachtungen bezüglich der relativen Anreicherung von *Bythotrephes* in Fischmägen machten schon Nauwerck, Mugidde & Ritterbusch (1990). Falls im Hallwilersee diese Raubcladocere tatsächlich selektiv bevorzugt worden wäre, könnte dies erheblich dazu beigetragen, dass diese Art in den späteren Jahren nicht mehr gefunden werden konnte.

Die Verdauungsorgane der 1991 gefangenen Fische waren überwiegend leer. Insbesondere fehlte *Bythotrephes longimanus* beinahe ganz. Einzige Ausnahme bildete der Magen eines am 20. September gefangenen Fisches, in welchem zwei Individuen gefunden wurden (Tab. 14). Dies kann als Indiz dafür gelten, dass *Bythotrephes longimanus* im Hallwilersee nicht vollständig fehlte, obwohl er in den Planktonfängen zu dieser Zeit nicht mehr auftauchte. Auch die anderen Arten waren wesentlich seltener als in den Jahren 1981 und 1982.

Tab. 14: Mageninhalte von Coregoniden aus dem Hallwilersee. (Die erste Zahl stellt die durchschnittlich gefundenen Individuen dar, die zweite ist die dazu gehörende Standardabweichung).

Datum	<i>Chaoborus flavicans</i> [Ind./Magen]	<i>Leptodora kindtii</i> [Ind./Magen]	<i>Bythotrephes longimanus</i> [Ind./Magen]	Andere Cladoceren [Ind./Magen]
22.10.81	1.2 ± 2.16	2.8 ± 4.08	167.0 ± 33.79	49.0 ± 61.36
20.8.82	2.0 ± 4.47	56.0 ± 91.26	879.6 ± 914.64	132.0 ± 100.85
20.9.91	0.4 ± 0.54	0.2 ± 0.44	0.4 ± 0.89	21.8 ± 22.53
18.12.91	0.2 ± 0.44	0.0	0.0	4.8 ± 6.41

Vergleicht man die Menge der gefundenen *Chaoborus flavicans*-Larven mit derjenigen von *Leptodora kindtii*, so fällt auf, dass die Raubcladoceren in den ersten beiden Untersuchungsjahren wesentlich häufiger gefressen worden waren als die Mückenlarven. 1991 erbeuteten die untersuchten Felchen dagegen etwa gleich viele Individuen beider Arten. Sollte *Leptodora kindtii* im Hallwilersee all-

gemein häufiger erbeutet worden sein als *Chaoborus flavicans*, wie dies die Daten vom Anfang der 80er Jahre vermuten lassen, so wäre dies eine mögliche Erklärung, weshalb die Raubcladoceren in diesem Gewässer seltener waren als die Mückenlarven.

7. SCHLUSSDISKUSSION

Seit dem Beginn der internen Sanierungsmassnahmen hat sich die Sauerstoffversorgung in den untersuchten Seen stark verbessert (Gächter *et al.* 1989, Stössel 1989). Bis auf die unmittelbare Grenzschicht zwischen Benthos und Pelagial, wo teilweise immer noch sehr tiefe O₂-Werte gemessen wurden (Wehrli, Seenforschungslaboratorium Kastanienbaum, pers. Mitt.), konnte mit der Begasung und Zirkulationsunterstützung eine stark verbesserte Sauerstoffversorgung erreicht werden. Insbesondere in den Sommermonaten stellten sich jedoch weiterhin im unteren Hypolimnion wie auch teilweise im Metalimnion relativ geringe Sauerstoffkonzentrationen ein. Diese Verhältnisse wirkten sich anscheinend unterschiedlich auf das carnivore Zooplankton aus.

Die verwendete Methode der Abundanzrekonstruktion von *Chaoborus flavicans* mit alten Echogrammen ist allerdings mit einer gewissen Unsicherheit behaftet. Jeweils vom Spätherbst an verharren auch nachts immer mehr Büschelmückenlarven im oder über dem Seesediment und steigen nur noch gelegentlich in höhere Schichten auf, um dort Stoffwechsellvorgänge durchzuführen, welche einen bestimmten minimalen Sauerstoffgehalt erfordern, und ev. auch zu fressen (Parma 1971, Franke 1978). Dadurch konnte nur ein Teil der tatsächlichen Individuendichte im Untersuchungsgebiet erfasst werden. Dennoch darf wohl davon ausgegangen werden, dass sich im Hallwilersee die Populationsgrösse von *Chaoborus flavicans* zwischen 1986 und 1990 wie erwartet leicht verringert hatte. Anscheinend veränderte der künstliche Sauerstoffeintrag im unteren Hypolimnion die Lebensgrundlage dieser Art entscheidend. Für den an partiell sauerstoffarme Gewässer angepassten Organismus verschlechterten sich die Verhältnisse im Zuge der Sanierung, und die Individuendichte ging zurück. Da das in den 70er Jahren noch vorhandene Rückzugsgebiet verloren gegangen ist, können die Tiere nicht mehr in Zonen ausweichen, wo sie vor den meisten Prädatoren sicher sind. Da auf den Junglarven während des Sommers vermutlich ein erhöhter Frassdruck lastet, kommt es zu Beginn des Herbstes jeweils zu einer markanten Abundanzabnahme.

Möglicherweise spielen auch Bakterien der Gattung *Beggiatoa* eine gewisse Rolle. Indem sie den Larven den Zugang zum Sediment erschweren, zwingen sie diese, teilweise über dem Sediment zu verharren. Zur Erhärtung dieser Hypothese wären jedoch genauere Untersuchungen nötig. Dazu müssten in verschiedenen Tiefen die Larvendichten während des Tages im Sediment, nachts im Pelagial sowie die entsprechenden Deckungsgrade von *Beggiatoa* miteinander verglichen werden.

Ob sich im Sempachersee die Abundanz von *Chaoborus flavicans* seit dem Beginn der internen Sanierung verringerte, kann nicht beantwortet werden. Auf Grund der festgestellten sehr geringen Individuenzahlen kann einzig mit grosser Sicherheit angenommen werden, dass sie nicht grösser geworden ist. Vermutlich waren die Büschelmückenlarven im Pelagial dieses Sees jedoch nie sehr häufig. In diese Richtung deutet auch, dass die Art

weder in der Arbeit von Lacoste (1970) noch in denjenigen von Jaussi (1972) und Blatter-Sommer (1976) erwähnt wird. Hierfür spricht insbesondere die grosse Tiefe des Sempachersees. Weiter hat vermutlich die im Vergleich zu seinen Nachbarn kurze, nur wenige Jahre dauernde Phase der tiefen hypolimnischen Sauerstoffgehalte während des Sommers dazu beigetragen, dass die Art eine bestimmte Individuendichte nie überschreiten konnte. Einen gewissen Beitrag dürfte auch die sehr hohe Fischdichte geleistet haben. Diesbezüglich wären vergleichende Magen-Darmuntersuchungen an pelagischen Fischen aus dem Sempacher- und dem Hallwilersee zu verschiedenen Jahreszeiten interessant.

Wie sieht das Verhältnis zwischen *Chaoborus*-Larven und den anderen Planktonorganismen in den beiden Seen aus? Werden unterschiedliche Beutetiere gejagt? Damit liesse sich gegebenenfalls auch eine Antwort finden auf die Frage, weshalb das Verhältnis zwischen Büschelmückenlarven und Glaskrebsen in den beiden Seen umgekehrt ist. Sollte die eine oder die andere Art von den Fischen klar bevorzugt werden, so liesse sich daraus schliessen, dass sie als Folge des grösseren Frassdruckes abnimmt. Umgekehrt müssten Arten, die relativ selten in den Eingeweidern gefunden und somit vermutlich eher zufällig gefressen werden, in ihrem Bestand zunehmen, falls nicht andere Faktoren bestandeslimitierend wirkten. In diese Richtung deuten die Intestinaltraktuntersuchungen aus dem Hallwilersee: *C. flavicans* war sowohl 1990 als auch 1991 in diesem See im Herbst häufiger als *L. kindtii*. Falls dies auch für die Jahre 1981 und 82 zutrifft, was mit einer recht grossen Wahrscheinlichkeit auf Grund der ermittelten Abundanztendenzen angenommen werden darf, so wurde auch damals der Glaskrebs gegenüber den Büschelmückenlarven eindeutig bevorzugt. Damit wäre auch eine mögliche Erklärung für das Häufigkeitsverhältnis der beiden Arten gegeben: Die Cladocere wurde bevorzugt erbeutet, wodurch ihr Bestand abnahm, während die Mückenlarven ohne Beutedruck überleben und sich vermehren konnten. Meng (Seenforschungslaboratorium Kastanienbaum, pers. Mitt.) stellte auch in anderen Seen fest, dass Büschelmückenlarven von Felchen relativ selten gefressen wurden. Weshalb wurden nun aber im Sempachersee ganz andere Verhältnisse angetroffen, obwohl die Fischdichte anscheinend erheblich höher war als im Hallwilersee? Sollten die Felchen als wichtigste pelagische Fischart in diesem Gewässer andere Beutepreferenzen haben? Obwohl in der Frage der Futterbevorzugung eine grössere Sicherheit nur mit Magenanalysen erreicht werden könnte, dürften vermutlich kaum sehr grosse Unterschiede zu finden sein, was durch die Aussage von Meng noch bestätigt wird. Zumindest wären diese wohl kaum ausreichend, um die beträchtlichen Differenzen in den Abundanzen der beiden räuberischen Zooplankter zu erklären. Dies würde aber bedeuten, dass für die Populationsstärke von *C. flavicans* und *L. kindtii* andere Faktoren ausschlaggebend wären. Insbesondere im Sempachersee, wo anscheinend die Sanierungsmassnahmen die beiden Arten nicht deutlich beeinflussten. Hier lassen die Untersuchungen den Schluss zu, dass die Felchen zumindest nicht direkt für das im Vergleich zum Hallwilersee unterschied-

liche Abundanzverhältnis der beiden Arten verantwortlich zu machen sind, da sie die recht seltenen *Chaoborus*-Larven anscheinend kaum fressen.

Es stellt sich damit die Frage, welche anderen Faktoren die Populationen der beiden Arten regulieren. Für *C. flavicans* dürften dies, wie schon erwähnt, die Gewässertiefe sowie Bakterien der Gattung *Beggiatoa* sein. Weiter ist die Futterdichte vermutlich bestandesregulierend. Und hier könnte die sehr hohe Fischdichte des Sempachersees indirekt dennoch zu einem massgebenden Faktor für die grossen, carnivoren Zooplankter werden. Wegen ihrer ausserordentlichen Individuendichte fressen die Felchen einen beträchtlichen Anteil der im Pelagial vorhandenen Zooplanktonorganismen. Dies zeigt sich zunächst in den im Vergleich zum Hallwilersee geringen Zooplankton-Trockengewichten pro Seeoberflächeneinheit (vergl. Kapitel 4. 1. 5). Wegen des Mangels an geeigneter Nahrung wachsen die Felchen im Sempachersee sehr langsam und werden deshalb nicht oder erst in einem relativ hohen Alter gefangen. Dadurch verbleibt der Bestand dieser Tiere aber auf einem hohen Niveau (Stadelmann, Umweltschutzamt Kt. Luzern, pers. Mitt.).

Wegen der sehr hohen Fischdichte bleibt nur wenig Futter für carnivore Zooplankter übrig. Dies dürfte insbesondere während der ersten Jahreshälfte für *C. flavicans* von grosser Bedeutung sein. Gerade im Frühjahr und Frühsommer benötigen die Büschelmückenlarven vermutlich relativ viel Futter. Einerseits müssen sie die winterlichen Nährstoffverluste wieder ausgleichen. Andererseits ist aber eine ausreichende Futterversorgung der Larven wichtig, damit sie später als Imago ausreichend viele Eier mit genügend grossem Nährstoffvorrat produzieren können, und so das Überleben der Art sicherstellen. Ist die Futterversorgung in den letzten Wochen vor der Puppenruhe unzureichend um eine Mindestmenge an Reservestoffen zu akkumulieren, so dürften die Imagines später nur wenige Nachkommen erzeugen. Dies hätte aber zur Folge, dass sich, wie im Sempachersee beobachtet, nur eine sehr geringe Populationsgrösse halten könnte. Dass hier zumindest im Frühjahr nur wenige algivore Zooplankter leben, zeigt sich neben den erzielten Messwerten der Zooplankton-Trockengewichte auch in der nur sehr schwach erkennbaren, frühsommerlichen Klarwasserperiode ("Juniloch"), die im Hallwilersee viel ausgeprägter auftritt. (Bürgi, Weber & Bachmann 1985; Bürgi, EAWAG Dübendorf, unpubl. Daten).

Im Gegensatz zu *C. flavicans* tritt *L. kindtii* im allgemeinen erst im Juli auf und hat das Abundanzmaximum im August oder allenfalls sogar noch später (Gerschler 1911). Es fällt damit eindeutig nicht mehr ins frühsommerliche Klarwasserstadium. Somit dürfte das damit einhergehende Zooplankton-Abundanzmaximum keinen grossen Einfluss auf diese Cladocere haben. Da beide Arten eine ähnliche Futterbasis besitzen (Flössner 1972, Sæther 1972, Riessen, O'Brian & Loveless 1984, Neill 1985 sowie Herzig & Auer 1990), ist *C. flavicans* für *L. kindtii* mit Sicherheit ein Konkurrent. Sind Büschelmückenlarven selten, würden diese die Glaskrebse nicht so stark unterdrücken, und der Aufbau einer relativ grossen Population, wie sie im

Sempachersee gefunden wurde, wäre möglich. Um diese Frage zu beantworten, wären weitere Vergleichsuntersuchungen in anderen Gewässern erforderlich.

Welche Rolle *Bythotrephes longimanus* in diesem System spielt, ist nicht klar. Die Art wurde nur sehr sporadisch gefunden. Tritt sie jedoch auf, so scheint sie ein wichtiges Nahrungstier für Coregoniden zu sein. Dies bestätigen sowohl die Magen-Darmuntersuchungen aus den Jahren 1981 und 82 wie auch diejenigen von 1991. In den frühen 80er Jahren machte die Art zeitweise über 90 % der Futterorganismen aus. In dieser Periode wurde *Bythotrephes* sehr häufig im Plankton des Hallwilersees angetroffen. Aber auch im Herbst 1991 wurden ganz vereinzelt Tiere in Felchenmägen gefunden, obwohl zu dieser Zeit kein einziges Individuum in den Planktonfängen auftauchte. Es scheint also, dass auch 1991 *B. longimanus* von den pelagischen Fischen, wann immer erreichbar, gefressen wurde, eine Beobachtung, die Nauwerck, Muggide & Ritterbusch (1990) auch bei *Chalcalburnus chalcoides mento* im Mondsee machten.

Für *L. kindtii* dürfte diese zweite Raubcladocere von untergeordneter Bedeutung sein. So konnten 1982 die beiden Arten gleichzeitig gefunden werden. Dennoch liessen sich zwischen Jahren mit und ohne *B. longimanus* keine klaren Unterschiede der Individuendichte bei *L. kindtii* feststellen. Allenfalls hat die mehrgipflige Abundanzkurve im Jahre 1982 ihren Ursprung in der sehr grossen Besiedlungsdichte des Hallwilerseepelagials durch den Langschwanzkrebs *Bythotrephes longimanus*. Die beiden Arten erlitten dann aber vermutlich als Folge des gleichzeitigen Auftretens in diesem Jahr ihren Bestandeszusammenbruch beinahe gleichzeitig. Während sich die Population von *L. kindtii* im Spätsommer jedoch nochmals erholen konnte, verschwand die andere Art beinahe vollständig aus dem Plankton. Hier wäre es interessant, die Populationsdynamik der beiden Arten in weiteren Seen, in denen sie parallel vorkommen, zu vergleichen und so zusätzliche Informationen bezüglich des gegenseitigen Verhältnisses zu gewinnen.

Ein weiterer Faktor, der an dieser Stelle jedoch nicht genau untersucht werden konnte, war der Einfluss fädiger Algen wie etwa *Oscillatoria rubescens* auf *L. kindtii*. Beim Auswerten der Planktonproben kam teilweise der subjektive Eindruck auf, dass die Raubcladocere in Anwesenheit grosser Mengen dieser Cyanophyceae seltener war als ohne. Es könnte sich hier einerseits um ein Artefakt der Probenahmetechnik handeln, indem diese Algenart die Maschen verstopfte und somit das Wasser nicht mehr einwandfrei durch das Netz strömen konnte. Dadurch wären dann aber auch weniger Planktonorganismen wie *L. kindtii* gefangen worden. Andererseits wäre es aber auch durchaus denkbar, dass sich die *Oscillatoria*-Fäden im Fangapparat von *L. kindtii* verfangen und die Krebse dadurch beim Beutefang behindert werden. Dies würde hingegen wiederum bedeuten, dass dadurch die Futteraufnahme vermindert wurde und die betroffenen Tiere im Extremfall verhungerten. Sollten bei sehr grossen Algendichten grössere Anteile dieser

Raubcladoceren einen verstopften Fangkorb haben, könnte dies zu einem signifikanten Bestandesrückgang führen.

Insgesamt lässt sich somit sagen, dass auch im begasten bzw. zirkulationsunterstützten See eine Vielzahl von Faktoren auf die darin lebenden carnivoren Zooplanktonorganismen einwirken. Die internen Sanierungsmassnahmen scheinen dabei für die Raubcladoceren von eher untergeordneter Bedeutung zu sein. Allenfalls können indirekte Auswirkungen über die Nahrungskette einen gewissen Einfluss haben. Deutlicher scheint der Einfluss auf *C. flavicans*, wo es zumindest in der Anfangsphase der internen Sanierung im Hallwilersee zu einer deutlichen Abundanzabnahme gekommen war. Ob die Art in diesem Gewässer jedoch längerfristig noch seltener werden wird, muss auf Grund der Daten von 1991 zumindest bezweifelt werden.

Wichtig erscheint zum Schluss insbesondere, dass in Zukunft nicht wie bisher aus Gründen kurzfristiger Kosteneinsparungen erst spät im Frühjahr auf die Sauerstoffbegasung umgestellt, sowie schon im Frühherbst die Zirkulationsunterstützung eingeschaltet wird, bevor sich der See selbständig ausreichend abkühlen konnte! Durch eine besser an die jeweiligen Temperaturverhältnisse angepasste Steuerung der Anlagen würden die natürlichen Verhältnisse am wenigsten gestört und somit das Sanierungsziel, die Wiederherstellung des ursprünglichen Zustandes wohl am schnellsten erreicht! Durch eine angepasstere Steuerung im Frühjahr könnte erreicht werden, dass sich die Seen früher im Jahr stabil schichten. Dadurch wäre aber die Nährstoffversorgung des Epilimnions über aufsteigendes Tiefenwasser unterbrochen. Es ergäbe sich eine andere Algen- und Zooplanktondynamik. Dabei könnte sich vermutlich auch wieder die ausgeprägte Zooplankter-Massenvermehrung mit dem daraus resultierenden Klarwasserstadium aufbauen, was sich vermutlich wiederum auf die Populationsdynamik der carnivoren Büschelmücken fördernd auswirkte.

8. LITERATUR

Adam F. & Birrer A., 1943: Biologisch-chemische Studie am Baldeggersee. Mitt. der Naturforschenden Gesellschaft Luzern, Heft XIV: 98 Seiten.

Alsterberg G., 1926: Die Winklersche Bestimmungsmethode für in Wasser gelösten Sauerstoff sowie ihre Anwendung bei Anwesenheit oxydierbarer Substanzen. Biochem. Zeitschr.: 170 Seiten.

Ambühl H. & Bühler H., 1975: Zur Technik der Entnahme ungestörter Grossproben von Seesediment: ein verbessertes Bohrlot. Schweiz. Z. Hydrol. 37/1: 175-186.

Ambühl H., 1960: Die praktische Anwendung der elektrochemischen Sauerstoffbestimmung im Wasser. Schweiz. Z. Hydrol. 22/1: 23-39.

Ambühl H., 1985: Technik der Präparation und Darstellung von Sedimentkernen mit grossem Querschnitt. Schweiz. Z. Hydrol. 47/2: 249-256.

Ambühl H., 1987: Biologie natürlicher Gewässer. Scriptum EAWAG/ETH Inst. f. Gewässerschutz, Dübendorf: 182 Seiten.

Anonym, 1979: Gutachten über die Sanierungsmöglichkeiten des Sempachersees. EAWAG-Gutachten Nr. 4564: 67 Seiten.

Berg K., 1937: Contribution to the biology of *Corethra* Meigen (*Chaoborus* Lichtenstein). Biol. Meddr. 13 (11): 1-101.

Blatter-Sommer S., 1976: Untersuchungen am Zooplankton des Sempachersees vom November 1974 bis Oktober 1975 und Vergleich der Ergebnisse mit denjenigen der Jahre 1949-1951, 1969 und 1972. Diplomarbeit der Universität Basel: 93 Seiten.

Brutschy A., 1921: Die Vegetation und das Zooplankton des Hallwiler Sees. Internat. Rev. d. Ges. Hydrobiol. 10: 91-138 und 271-298.

Brutschy A. & Güntert A., 1923: Gutachten über den Rückgang des Fischbestandes im Hallwilersee. Archiv für Hydrobiologie 14: 523-571.

Bühler H., 1977: Verbesserte Acridinorangemethode zur Direktzählung von Bakterien aus Seesediment. Schweiz. Z. Hydrol. 39: 99-103.

Burckhardt G., 1900: Faunistische und systematische Studien über das Zooplankton der grösseren Seen der Schweiz und ihrer Grenzgebiete. Diss. Univ. Basel in Extrait de la Revue suisse de Zoologie: 353-713.

- Bürgi H. R., 1983: Eine neue Netzgarnitur mit Kipp-Schliessmechanismus für quantitative Zooplanktonfänge in Seen. Schweiz. Z. Hydrol. 45/2: 505-507.
- Bürgi H. R. & Stadelmann P., 1991: Plankton succession in Lake Sempach and Lake Baldegg before and during internal restoration measures. Verh. Int. Verein Limnol. 24: 932-936.
- Bürgi H. R., Weber P. & Bachmann H., 1985: Seasonal variations in the trophic structure of phyto- and zooplankton communities in lakes in different trophic states. Schweiz. Z. Hydrol. 47/2: 197-224.
- Cummins K. W., Costa R. R., Rowe R. E., Moshiri G. A., Scanlon R. M & Zajdel R. K., 1969: Ecological energetics of a natural population of the predaceous zooplankter *Leptodora kindtii* Focke (Cladocera). Oikos 20: 189-223.
- Downing J. A. & Rigler F. H., 1984: A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters. Blackwell scientific publ., Oxford, London, Edinburgh, Boston and Melbourne: 501 Seiten.
- Edmondson W. T. & Winberg G. G., 1971: A manual on Methods for the Assessment of Secondary Productivity in Fresh Water. IBP Handbook no. 17. Oxford Blackwell: 358 Seiten.
- Flössner D., 1972: Die Tierwelt Deutschlands Bd. 60. Kiemen- und Blattfüsser, Branchiopoda/Fischläuse, Branchiura. Gustav Fischer Verlag, Jena: 501 Seiten.
- Franke C., 1978: Autökologische Untersuchungen über die Larven von *Chaoborus flavicans* Meigen (Nematocera) unter besonderer Berücksichtigung rhythmischer Phänomene. Diss Univ. Berlin: 122 Seiten.
- Gächter R. & Stumm W., 1986: Auswirkungen der seeexternen und der seeinternen Gewässerschutzmassnahmen auf die Wasserqualität des Sempachersees (Zweiter Bericht). Auftrag Nr. 4691 Gemeindeverband Sempachersee: 46 Seiten.
- Gächter R., Imboden D., Bühner H. & Stadelmann P., 1983: Mögliche Massnahmen zur Restaurierung des Sempachersees. Schweiz. Z. Hydrol., 45: 246-265.
- Gächter R., Mářeš A., Grieder E., Zwyssig A. & Höhener P., 1989: Auswirkungen der Belüftung und Sauerstoffbegasung auf den P-Haushalt des Sempachersees. Wasser, Energie, Luft 81: 335-341.

Garton D. W., Berg D. J. & Fletcher R. J., 1990: Thermal tolerances of the predatory Cladocerans *Bythotrephes cederstroemi* and *Leptodora kindtii*: Relationship to seasonal abundance in western Lake Erie. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 47: 731-738.

Gerschler M. W., 1911: Monographie der *Leptodora kindtii* (Focke) I. Teil. Arch. Hydrobiol. u. Planktonkunde 6: 415-466.

Gerschler M. W., 1911: Monographie der *Leptodora kindtii* (Focke) II. Teil. Arch. Hydrobiol. u. Planktonkunde 7: 63-117.

Grobe D., 1958: Mehrjährige Untersuchungen am Zooplankton des Sempachersees. Annales de la Société Suisse de Zoologie et du muséum d'histoire naturelle de Genève, 65, Fasc. 1: 93 Seiten.

Güntert A., 1921: Der Hallwilersee. Ein verschwindender Glacialsee und seine Tiefenfauna. Inaug.-Diss. Univ. Basel: 85 Seiten.

Hare L. & Carter J. C. H., 1986: The benthos of a natural West African lake, with emphasis on the diel migrations and lunar and seasonal periodicities of the *Chaoborus* populations (Diptera: Chaoboridae). Freshwater Biol. 16: 759-780.

Herzig A. & Auer B., 1990: The feeding behaviour of *Leptodora kindtii* and its impact on the zooplankton community of Neusiedler See (Austria). Hydrobiologia 198: 107-117.

Herzig A., 1985: Resting eggs - a significant stage in the life cycle of crustaceans *Leptodora kindtii* und *Bythotrephes longimanus*. Verh. Internat. Verein Limnol. 22: 3088-3098.

Heuscher H., 1916: Das Zooplankton des Zürichsees, mit besonderer Berücksichtigung der Variabilität einiger Planktoncladoceren. Arch. Hydrobiol. 11: 1-81 und 153-240.

Hotz W., 1922: Geologisches Gutachten über die mutmasslichen Folgen einer projektierten Absenkung des Sempachersees. Basel: 23 Seiten

Imboden D., 1983: Interne Massnahmen am Baldeggersee. Beitrag zur Sanierung eines eutrophen Gewässers. Separatdruck aus der Neuen Zürcher Zeitung vom 13. April, Nr. 85: 4 Seiten.

Imboden D. & Gächter R., 1978: A dynamic lake model for trophic state prediction. J. Ecol. Medelling 4: 77-98.

Ischreyt G., 1930: Über Körperbau und Lebensweise des *Bythotrephes longimanus* Leydig. Arch. Hydrobiol. 21: 241-324.

Jaussi R., 1972: Untersuchungen am Zooplankton des Sempachersees von März bis August 1972 und Vergleich der Ergebnisse mit denjenigen der Jahre 1969 und 1950. Diplomarbeit der Universität Basel: 80 Seiten.

Judd W. W., 1960: A study of the population of insects emerging as adults from South Walker Pond in London, Ontario. The American midland naturalist 63 (1): 194-210.

Ketelaars H. A. M. & van Breemen L. W. C. A., 1993: Changes in the plankton communities in the Biesbosch reservoir following the invasion of the predatory Cladoceran *Bythotrephes longimanus* Leydig. Verh. int. Ver. Limnol., In Vorbereitung.

Lacoste V., 1970: Untersuchungen am Zooplankton des Sempachersees 1969/70 und Vergleich der Ergebnisse mit denjenigen der Jahre 1949, 1950 und 1951. Diplomarbeit der Universität Basel: 51 Seiten.

Lieder U., 1958: Über das Vorkommen der Gattung *Bythotrephes* Leydig (Crustacea, Cladocera) im norddeutschen Gebiet zwischen Elbe und Oder. Zool. Anz. 161: 193-198.

Lozeron H., 1902: La Répartition verticale du plancton dans le lac de Zürich. Inaug.-Diss. Univ. Zürich: 84 Seiten.

Lozán J. L., 1992: Angewandte Statistik für Naturwissenschaftler. Verlag Paul Parey, Berlin & Hamburg: 237 Seiten.

Mac Donald W. W., 1956: Observations on the biology of Chaoborids and Chironomids in Lake Victoria and on the feeding habits of the "Elephant-snout fish" (*Moarmyrus kannuma* Forsk). Journal of Animal Ecology 25: 36-53.

Märki E. & Schmid M., 1983: Der Zustand des Hallwilersees. Wasser, Energie und Luft, 75: 105-112.

Marti M., 1986: Das Crustaceenplankton im Sempachersee 1984/85 zu Beginn der seeinternen Massnahmen und im Vergleich zu früheren Untersuchungen. Lizentiatsarbeit der Universität Bern: 110 Seiten.

Mc Gowan L. M., 1975: The occurrence and behaviour of adult *Chaoborus* and *Procladius* (Diptera: Nematocera) from Lake George, Uganda. Zool. J. Limn. Soc. 57: 321-333.

Meyer E., 1985: Der Entwicklungszyklus von *Hydrodroma despiciens* (O. F. Müller 1776) (Acari: Hydrodromidae). Arch. Hydrobiol. Suppl. 66 (3): 321-453.

Mittelholzer E., 1970: Populationsdynamik und Produktion des Zooplanktons im Greifensee und im Vierwaldstättersee. Schweiz. Z. Hydrol. 32: 91-149.

Nauwerck A., Mugidde R. & Ritterbusch B., 1990: Probefischungen mit Multimaschennetzen und Mageninhaltsuntersuchungen an Seelauben (*Chalcalburnus chalcoides mento*) im Mondsee. Wissenschaft, Österr. Fisch. 43: 152-161.

Neill W. E., 1985: The effects of herbivore competition upon the dynamics of *Chaoborus* predation. Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol., 21: 483-491.

Nipkow F., 1961: Die Rädertiere im Plankton des Zürichsees und ihre Entwicklungsphasen. Schweiz. Z. Hydrol. 23: 398-461.

Parma S., 1969: The life cycle of *Chaoborus crystallinus* (De Geer) (Diptera, Chaoboridae) in a Dutch pond. Verh. Internat. Verein. Limnol., 17: 888-984.

Parma S., 1971: *Chaoborus flavicans* (Meigen) (Diptera, Chaoboridae): an autecological study. Proefschriften Rijksuniversiteit te Groningen: 128 Seiten.

Riederer R. A. A., 1981: Die Eintags- und Steinfliegen (*Ephemeroptera* und *Plecoptera*) im Mittellauf der Töss. Diss. ETH Zürich Nr. 6935: 173 Seiten.

Riessen H. P., O'Brien W. J. & Loveless B., 1984: An analysis of the components of *Chaoborus* predation on zooplankton and the calculation of relative prey vulnerabilities. Ecology: 514-522.

Ringelberg J., Franeker J. A. van & Luttik R., 1985: Predation experiments with *Chaoborus* larvae on pigmented and translucent morphs of *Acantodiaptomus denticornis*. Verh. Internat. Verein. Limnol., 22: 3276-3280.

Ruttner F., 1962: Grundriss der Limnologie (Hydrobiologie des Süßwassers). Walter de Gruyter Verlag, Berlin: 332 Seiten.

Sachs L., 1984: Angewandte Statistik. Anwendung statistischer Methoden. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo: 552 Seiten.

Saether O. A., 1972: Das Zooplankton der Binnengewässer. VI. Chaoboridae. In: Die Binnengewässer Band XXVI, 1. Teil: 257-280.

- Schwander A., 1978: *Leptodora kindtii* - der Glaskrebs. *Mikrokosmos* 67: 316-317.
- Sikorowa A., 1966: Beitrag zur Systematik und Ökologie der Chaoboridae. *Verh. Internat. Verein. theor. angew. Limnol.* 16: 1709-1715.
- Smith W. & Mc Intyre A. D., 1954: A spring loaded bottom sampler: *J. Mar. Biol. Assic. U. K.*, 33: 257-264.
- Smukalla R. & Meyer E., 1988: Insect emergence from a shallow southern West German lake, with special reference to the parasitic host-associated water mite larvae. *Hydrobiologia* 169: 149-166.
- Stadelmann P., 1980: Der Zustand des Sempachersees. *Wasser, Energie und Luft*, 72: 311-318.
- Stadelmann P., 1984: Die Zustandsentwicklung des Baldeggersees (1900-1980) und die Auswirkung von internen Massnahmen. *Wasser, Energie und Luft*, 76: 85-95.
- Stadelmann P., 1988: Der Zustand des Sempachersees vor und nach der Inbetriebnahme der see-internen Massnahmen: künstlicher Sauerstoffeintrag und Zwangszirkulation 1980-1987. *Wasser, Energie, Luft*, 80: 81-96.
- Stadelmann P., Joller T. & Imboden D., 1984: Die Auswirkungen von internen Massnahmen im Baldeggersee: Zwangszirkulation und Sauerstoffbegasung des Hypolimnions. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 22: 1052-1065.
- Stahl J. B., 1966: The ecology of *Chaoborus* in Myers Lake, Indiana. *Limnol. Oceanogr.* 11: 177-183.
- Stebler R., 1977: Abundanzdynamik, Produktivität und Sukzession des Crustaceenplanktons im Pelagial des Bielersees. *Diss. Univ. Bern*: 147 Seiten.
- Stössel F., 1989: Die Sanierung des Hallwilersees, Auswirkungen auf die Organismen des Seegrundes nach 2 ³/₄ Jahren Zirkulationshilfe und Tiefenwasser-Sauerstoffbegasung. *Wasser, Energie, Luft* 81: 333-335
- Stössel F., 1992: Die Bodenfauna im Hallwilersee dringt vor. *Mitteilungen der EAWAG* 34: 20-23.
- Stumm W. & Ambühl H., 1979: Gutachten über die Sanierungsmöglichkeiten für den Baldegger- und Hallwilersee. EAWAG, Dübendorf zu Händen Polizeidepartement des Kantons Luzern und Baudirektion des Kantons Aargau: 101 Seiten.

Stresemann E., 1969: Exkursionsfauna von Deutschland. Insekten - 2. Halbband, Wirbellose II/2. Volk und Wissen, Volkseigener Verlag Berlin: 476 Seiten.

Strickman D., 1980: Observation on adults and eggs of *Chaoborus flavicans* (Diptera: Chaoboridae). *Hydrobiologia* 74: 195-197.

Theiler A., 1917: Beiträge zur Planktonkunde des Sempachersees und Baldeggersees. *Mitt. Naturf. Ges. Luzern*, 7: 309-359.

Weast R. C., Tuve G. L, Selby S. M & Sunshine I., 1972: Handbook of Chemistry and Physics. The Chemical Rubber Co. Ohio: 2287 Seiten.

9. ANHANG

9. 1. *Chaoborus flavicans*

Datum	A		B		C	
	[Ind/m ²]	%				
29. Mai 85	575.2	± 42.8				
19. Juni 85	2463.1	± 7.3				
10. Juli 85	413.0	± 22.3				
13. August 85	236.0	± 43.3				
3. September 85	398.2	± 11.1				
25. September 85	236.0	± 142.0				
29. Oktober 85	560.5	± 86.6				
22. November 90	110.1	± 13.6	9.2	± 115.5	9.2	± 115.5
6. Dezember 90	311.9	± 18.6	0		0	
20. Dezember 90	0.0	±	0		0	
14. Februar 91	192.7	± 9.5				
15. März 91	477.1	± 57.6				
18. April 91	1385.3	± 8.7				
23. Mai 91	1224.8	± 11.7				
20. Juni 91	802.8	± 26.9				
11. Juli 91	1720.2	± 11.5				
5. August 91	2334.9	± 13.3				
15. August 91	2880.7	± 4.7				
12. September 91	4954.1	± 6.6				
25. September 91	196.5	±				
7. Oktober 91	1197.2	± 10.2				
31. Oktober 91	1113.5	±				
14. November 91	349.3	±				
2. Dezember 91	327.5	±				
12. Dezember 91	87.3	±				
18. Dezember 91	30.6	± 69.3				
27. Dezember 91	48.9	± 43.3				

Tab. I: Abundanzen der Larven von *Chaoborus flavicans* im Hallwilersee an den Stellen A (tiefste Stelle), B und C (vergl. Abb. 2).

Datum	A		B		C	
	[Ind/m ²]	%	[Ind/m ²]	%	[Ind/m ²]	%
26. Juli 90	9.2 ±	100.0				
9. August 90	18.3 ±	57.7				
25. August 90	55.0 ±	63.8				
20. September 90	324.2 ±	50.5				
4. Oktober 90	55.0 ±	77.0	55.0 ±	47.1	32.1 ±	54.7
18. Oktober 90	78.0 ±	48.5	59.6 ±	52.5	50.5 ±	45.8
1. November 90	18.3 ±	141.4	4.6 ±	200.0	13.8 ±	127.7
15. November 90	45.9 ±	40.0	22.9 ±	100.7	0.0	
30. November 90	0.0 ±		9.2 ±	115.5	4.6 ±	200.0
13. Dezember 90	4.6 ±	200.0	0.0		0.0	
28. Dezember 90	0.0 ±		0.0		0.0	
3. Januar 91	9.2 ±	200.0	27.5 ±	38.5	0.0	
14. März 91	4.6 ±	200.0				
18. April 91	9.2 ±	115.5				
23. Mai 91	13.8 ±	127.7				
20. Juni 91	128.4 ±	30.9				
11. Juli 91	50.5 ±	80.6				
5. August 91	68.8 ±	40.0				
15. August 91	73.4 ±	67.7				
12. September 91	160.6 ±	43.1				
25. September 91	65.5					
7. Oktober 91	137.6 ±	35.3				
30. Oktober 91	32.8					
14. November 91	10.9					
2. Dezember 91	0.0					
12. Dezember 91	0.0					

Tab. II: Abundanzen der Larven von *Chaoborus flavicans* im Sempachersee an den Stellen A (tiefste Stelle), B und C (vergl. Abb. 2).

Hallwilersee		Baldeggersee		Sempachersee	
Datum	Abundanz [Ind./m ²]	Datum	Abundanz [Ind./m ²]	Datum	Abundanz [Ind./m ²]
28. Februar 91	1460	20. August 90	7.5	13. August 90	0
25. März 91	2220	17. September 90	10	18. September 90	0
22. April 91	3435	15. Oktober 90	7.5	9. Oktober 90	0
5. Juni 91	455	12. November 90	85	5. November 90	0
5. Juli 91	170	14. Januar 91	695	3. Dezember 90	0
		11. Februar 91	230	3. Januar 91	0
		11. März 91	85	4. Februar 91	0
		12. Juni 91	470	4. März 91	5
				2. April 91	0
				27. Mai 91	5
				24. Juni 91	10
				22. Juli 91	10
				13. August 91	0

Tab. III: Abundanzen der Larven von *Chaoborus flavicans* im Sediment an der Stelle A (tiefste Stellen).

9. 2. *Leptodora kindtii*

Datum	Abundanz [Ind./m ²]	0-13 m		13-47 m	
		[Juvenile/m ²]	[Adulte/m ²]	[Juvenile/m ²]	[Adulte/m ²]
7. Juli 82	0	0	0	0	0
21. Juli 82	132.7	66.4	66.4	0	0
4. August 82	630.4	597.3	33.2	0	0
18. August 82	2057.2	1360.4	696.8	0	0
1. September 82	1260.9	564.1	630.4	0	66.4
15. September 82	398.2	232.3	66.4	33.2	66.4
29. September 82	66.4	66.4	0	0	0
13. Oktober 82	199.1	66.4	132.7	0	0
27. Oktober 82	464.5	165.9	298.6	0	0
10. November 82	1128.1	199.1	929.1	0	0
24. November 82	431.3	66.4	298.6	66.4	0
8. Dezember 82	165.9	0	66.4	0	99.5
22. Dezember 82	0	0	0	0	0
8. Juli 85	0	0	0	0	0
22. Juli 85	14.7	0	14.7	0	0
5. August 85	855.5	737.5	118.0	0	0
19. August 85	1784.7	1401.2	383.5	0	0
2. September 85	575.2	162.2	413.0	0	0
16. September 85	221.2	73.7	132.7	14.7	0
30. September 85	44.2	0	29.5	14.7	0
14. Oktober 85	29.5	0	29.5	0	0
28. Oktober 85	0	0	0	0	0
7. Juli 86	0	0	0	0	0
21. Juli 86	103.2	73.7	29.5	0	0
4. August 86	2005.9	737.5	1253.7	0	14.7
18. August 86	1548.7	693.2	840.7	14.7	0
1. September 86	619.5	191.7	427.7	0	0
15. September 86	59.0	14.7	44.2	0	0
29. September 86	0	0	0	0	0
13. Oktober 86	0	0	0	0	0
27. Oktober 86	14.7	0	0	0	14.7
10. November 86	0	0	0	0	0

Tab. IV: Abundanzen von *Leptodora kindtii* im Hallwilersee an der Stelle A (tiefste Stelle) in den Jahren 1982, 1985 und 1986.

Datum	Abundanz [Ind./m ²]	0 - 13 m		13 - 47 m	
		[Juvenile/m ²]	[Adulte/m ²]	[Juvenile/m ²]	[Adulte/m ²]
20. Juli 87	0	0	0	0	0
3. August 87	12.5	12.5	0	0	0
17. August 87	313.3	87.7	225.6	0	0
31. August 87	676.7	275.7	401.0	0	0
14. September 87	1015.0	375.9	639.1	0	0
28. September 87	426.1	50.1	363.4	0	12.5
12. Oktober 87	162.9	25.1	137.8	0	0
26. Oktober 87	0	0	0	0	0
9. November 87	0	0	0	0	0
23. November 87	0	0	0	0	0
14. Dezember 87	50.1	0	0	50.1	0
20. Dezember 87	50.1	0	0	50.1	0

Datum	Abundanz [Ind./m ²]	0 - 47 m	
		[Juvenile/m ²]	[Adulte/m ²]
6. Juni 88	0	0	0
18. Juli 88	1239.0	973.5	265.5
29. August 88	59.0	14.8	44.3
14. September 88	44.3	44.3	0
26. September 88	162.3	118.0	44.3
24. Oktober 88	29.5	0	29.5
12. Dezember 88	0	0	0

Tab. V: Abundanzen von *Leptodora kindtii* im Hallwilersee an der Stelle A (tiefste Stelle) in den Jahren 1987 und 1988.

Datum	Abundanz [Ind./m ²]	[Juvenile/m ²]			[Adulte/m ²]		
		A	B	C	A	B	C
25. Juni 90	0	0			0		
23. Juli 90	118.0	14.7			103.2		
20. August 90	457.2	265.5			191.7		
17. September 90	855.5	324.5			531.0		
15. Oktober 90	221.2	88.5			132.7		
14. November 90	793.6	197.2	36.7	100.9	307.3	22.9	128.4
22. November 90	1059.6	68.8	376.1	9.2	36.7	568.8	0
28. November 90	100.9	22.9	41.3	9.2	4.6	18.3	4.6
6. Dezember 90	64.2	18.3	27.5	13.8	4.6	0	0
12. Dezember 90	169.7	0	78.0	64.2	0	27.5	0
20. Dezember 90	4.6	4.6	0	0	0	0	0
28. Dezember 90	0	0	0	0	0	0	0

Tab. VI: Abundanzen von *Leptodora kindtii* im Hallwilersee an den Stellen A (tiefste Stelle), B und C (vergl. Abb. 2) im Jahre 1990.

Datum	Abundanz [Ind./m ²]	Abundanz [Juvenile/m ²]	Abundanz [Adulte/m ²]
20. Juni 91	0	0	0
11. Juli 91	78.0	45.9	32.1
5. August 91	394.5	233.9	160.6
15. August 91	2064.2	844.0	1220.2
12. September 91	1064.2	467.9	596.3
25. September 91	201.8	82.6	119.3
7. Oktober 91	330.3	64.2	266.1
30. Oktober 91	174.3	76.4	97.9
31. Oktober 91	367.0	54.6	312.4
13. November 91	55.0	0	55.0
14. November 91	18.3	10.9	7.4
27. November 91	45.9	0	45.9
3. Dezember 91	9.2	0	9.2
11. Dezember 91	0	0	0
13. Dezember 91	9.2	0	9.2
18. Dezember 91	4.6	0	4.6
27. Dezember 91	0	0	0

Tab. VII: Abundanzen von *Leptodora kindtii* im Hallwilersee an der Stelle A (tiefste Stelle) im Jahre 1991.

Datum	Abundanz [Ind./m ²]	Abundanz [Juvenile/m ²]	Abundanz [Adulte/m ²]
21. Mai 84	0	0	0
4. Juni 84	132.7	66.3	66.3
18. Juni 84	106.2	106.2	0
2. Juli 84	513.1	406.9	106.2
16. Juli 84	2583.2	1663.1	920.0
30. Juli 84	5462.7	3804.0	1658.7
13. August 84	1327.0	530.8	796.2
27. August 84	552.9	176.9	376.0
10. September 84	760.8	353.9	406.9
24. September 84	336.2	88.5	247.7
8. Oktober 84	88.5	17.7	70.8
5. November 84	243.3	22.1	221.2
19. November 84	110.6	0	110.6
3. Dezember 84	66.3	0	66.3
17. Dezember 84	0	0	0
8. Juli 85	0	0	0
22. Juli 85	1459.7	1238.5	221.2
5. August 85	3096.2	1194.3	1902.0
19. August 85	8293.5	2167.4	6126.2
2. September 85	1150.0	88.5	1061.6
16. September 85	1769.3	265.4	1503.9
14. Oktober 85	44.2	0	44.2
28. Oktober 85	1105.8	707.7	398.1
11. November 85	501.3	88.5	412.8
25. November 85	88.5	0	88.5
25. November 85	0	0	0
9. Dezember 85	44.2	0	44.2
6. Januar 86	0	0	0
26. Mai 86	0	0	0
23. Juni 86	44.2	44.2	0
21. Juli 86	132.7	132.7	0
18. August 86	1548.7	885.0	663.7
15. September 86	2123.9	663.7	1460.2
13. Oktober 86	3230.1	1371.7	1858.4
10. November 86	442.5	44.2	398.2
8. Dezember 86	221.2	0	221.2
5. Januar 87	0	0	0

Datum	Abundanz [Ind./m ²]	Abundanz [Juvenile/m ²]	Abundanz [Adulte/m ²]
22. Juni 87	0	0	0
20. Juli 87	1415.9	1194.7	221.2
17. August 87	973.5	619.5	354.0
14. September 87	5044.2	3274.3	1769.9
12. Oktober 87	354.0	88.5	265.5
9. November 87	0	0	0
24. Mai 88	0	0	0
8. Juni 88	44.2	0	44.2
20. Juni 88	309.7	265.5	44.2
6. Juli 88	1814.2	1150.4	663.7
13. Juli 88	6504.4	1991.2	4513.3
18. Juli 88	4070.8	2123.9	1946.9
3. August 88	1150.4	531.0	619.5
10. August 88	1504.4	708.0	796.5
16. August 88	1592.9	929.2	663.7
24. August 88	1769.9	752.2	1017.7
31. August 88	840.7	708.0	132.7
7. September 88	2699.1	2389.4	309.7
12. September 88	1061.9	575.2	486.7
14. September 88	3274.3	1902.7	1371.7
21. September 88	4115.0	2743.4	1371.7
28. September 88	3008.8	1946.9	1061.9
5. Oktober 88	1238.9	663.7	575.2
10. Oktober 88	1637.2	1017.7	619.5
13. Oktober 88	708.0	442.5	265.5
19. Oktober 88	885.0	663.7	221.2
7. November 88	708.0	398.2	309.7
15. November 88	663.7	486.7	177.0
5. Dezember 88	531.0	132.7	398.2

Tab. VIII: Abundanzen von *Leptodora kindtii* im Sempachersee an der Stelle A (tiefste Stelle) in den Jahren 1984 bis 1988.

Datum	A [Ind./m ²]	A	B	C	A	B	C
		[Juvenile/m ²]			[Adulte/m ²]		
21. Mai 90	0	0			0		
18. Juni 90	2477.9	1814.2			663.7		
16. Juli 90	1371.7	752.2			619.5		
13. August 90	1238.9	708.0			531.0		
10. September 90	929.2	531.0			398.2		
26. September 90	1590.2	1683.5	1027.5	1096.3	463.3	238.5	261.5
4. Oktober 90	1452.6	1137.6	1289.0	555.0	830.3	357.8	188.1
8. Oktober 90	354.0	265.5			88.5		
11. Oktober 90	1316.5	903.7	614.7	536.7	940.4	550.5	403.7
18. Oktober 90	801.2	321.1	389.9	701.8	279.8	330.3	380.7
26. Oktober 90	379.2	247.7	123.9	64.2	321.1	211.0	169.7
1. November 90	631.5	206.4	197.2	146.8	467.9	578.0	298.2
9. November 90	441.9	293.6	160.6	91.7	481.7	169.7	128.4
15. November 90	235.5	87.2	114.7	100.9	87.2	151.4	165.1
21. November 90	90.2	27.5	36.7	18.3	68.8	78.0	41.3
30. November 90	247.7	105.5	91.7	18.3	220.2	247.7	59.6
5. Dezember 90	130	32.1	13.8	0	174.3	105.5	64.2
13. Dezember 90	79.5	13.8	4.6	27.5	68.8	32.1	91.7
19. Dezember 90	55.0	18.3	9.2	0	78.0	36.7	22.9
28. Dezember 90	15.3	0	4.6	0	9.2	9.2	22.9
3. Januar 91	0	0	0	0	0	0	0

Tab. IX: Abundanzen von *Leptodora kindtii* im Sempachersee an den Stellen A (tiefste Stelle), B und C (vergl. Abb. 2) im Jahre 1990.

Datum	Abundanz [Ind./m ²]	Abundanz [Juvenile/m ²]	Abundanz [Adulte /m ²]
18. April 91	0	0	0
23. Mai 91	9.2	4.6	4.6
20. Juni 91	500.0	165.1	334.9
11. Juli 91	2931.2	1156.0	1775.2
5. August 91	3688.1	1431.2	2256.9
15. August 91	5394.5	2371.6	3022.9
12. September 91	1972.5	1013.8	958.7
25. September 91	1834.0	960.6	873.3
7. Oktober 91	3600.9	1417.4	2183.5
30. Oktober 91	316.5	76.4	240.1
13. November 91	1080.7	174.6	906.1
14. November 91	502.1	54.5	447.5
2. Dezember 91	54.5	0	54.5
11. Dezember 91	32.7	0	32.7
12. Dezember 91	10.9	0	10.9
18. Dezember 91	4.6	4.6	0
27. Dezember 91	0	0	0

Tab. X: Abundanzen von *Leptodora kindtii* im Sempachersee an der Stelle A (tiefste Stelle) im Jahre 1991.

Datum	Abundanz [Ind./m ²]	Abundanz [Juvenile/m ²]	Abundanz [Adulte/m ²]
25. Juni 84	0	0	0
9. Juli 84	44.2	44.2	0
23. Juli 84	2168.1	2013.3	154.9
6. August 84	1769.9	885.0	885.0
20. August 84	221.2	66.4	154.9
3. September 84	199.1	44.2	154.9
17. September 84	22.1	22.1	0.0
1. Oktober 84	247.8	35.4	212.4
15. Oktober 84	0	0	0
15. Juli 85	0	0	0
29. Juli 85	1238.9	708.0	531.0
12. August 85	4646.0	2942.5	1703.5
26. August 85	309.7	154.9	154.9
9. September 85	22.1	22.1	0
23. September 85	619.5	619.5	0
7. Oktober 85	147.5	88.5	59.0
21. Oktober 85	309.7	22.1	287.6
4. November 85	59.0	0	59.0
18. November 85	0	0	0

Tab. XI: Abundanzen von *Leptodora kindtii* im Baldeggersee an der Stelle A (tiefste Stelle) in den Jahren 1984 und 1985.

Dichte [g NaCl/l]	Dichte [kg/l]	Anzahl schwimmend	Anzahl schwebend	Anzahl absinkend
0	0.9982	0	0	20
25	1.0175	0	0	20
35	1.0244	0	0	20
37.5	1.0261	5	0	15
40	1.0279	4	3	13
42.5	1.0295	5	6	9
45	1.0312	10	1	9
47.5	1.0331	10	6	4
50	1.0352	20	0	0
60	1.0417	20	0	0
100	1.0680	20	0	0

Tab. XII: Schwebeverhalten der Dauereiern von *Leptodora kindtii* in einer Kochsalzlösungen.

9. 3. *Bythotrephes longimanus*

Datum	Abundanz [Ind./m ²]	0 - 13 m	13 - 48 m
		[Ind./m ²]	[Ind./m ²]
23. Juni 82	0		
7. Juli 82	2389.0	2389.0	
21. Juli 82	26677.3	26677.3	
4. August 82	3185.3	3185.3	
18. August 82	8162.5	597.3	7565.2
1. September 82	597.3	597.3	
15. September 82	0		

Tab. XIII: Abundanzen von *Bythotrephes longimanus* im Hallwilersee an der Stelle A (tiefste Stelle).

9. 4. Planktontrockensubstanz

Datum	A		B		C	
	Aschefreie TS	TS	Aschefreie TS	TS	Aschefreie TS	TS
	[g]	[g]	[g]	[g]	[g]	[g]
14. November 90	6.35	6.82	2.74	2.93	3.19	3.34
22. November 90	7.53	7.87	17.89	18.72	5.09	5.28
28. November 90	4.94	5.16	9.60	10.16	2.14	4.36
6. Dezember 90	6.28	6.58	5.35	5.57	4.42	4.63
12. Dezember 90	4.83	5.03	6.02	6.36	4.32	4.55
20. Dezember 90	2.82	2.94	2.73	2.84	3.82	4.05
28. Dezember 90	6.09	6.60	4.30	4.59	3.68	3.92

Tab. XIV: Trockensubstanz (TS) und aschefreie Trockensubstanz des Planktons (> 250 µm) pro m² im Hallwilersee an den Stellen A (tiefste Stelle), B und C (vergl. Abb. 2).

Datum	A		B		C	
	Aschefreie TS	TS	Aschefreie TS	TS	Aschefreie TS	TS
	[g]	[g]	[g]	[g]	[g]	[g]
26. September 90					1.06	1.12
4. Oktober 90	2.36	2.48	2.14	2.28	1.77	1.89
11. Oktober 90	2.78	2.93	2.19	2.33	1.96	2.08
18. Oktober 90	2.62	2.78	2.15	2.27	2.68	2.84
26. Oktober 90	2.36	2.49	2.19	2.35	1.91	2.04
1. November 90	2.26	2.36	2.57	2.71	2.52	2.69
9. November 90	1.83	1.92	1.36	1.42	1.38	1.42
15. November 90	1.30	1.36	1.61	1.69		1.32
21. November 90	1.52	1.60	1.24	1.29	1.17	1.22
30. November 90	1.29	1.35	2.16	2.30	1.08	1.13
5. Dezember 90	1.23	1.29	1.56	1.64	1.12	1.18
13. Dezember 90	1.59	1.69	1.61	1.71	1.23	1.31
19. Dezember 90	2.04	2.18	1.33	1.40	0.85	0.88
28. Dezember 90	1.57	1.67	1.91	2.08	1.12	1.20
3. Januar 91	0.97	1.02	1.16	1.23	0.73	0.76
10. Januar 91	0.80	0.86	0.66	0.70	0.52	0.55

Tab. XV: Trockensubstanz (TS) und aschefreie Trockensubstanz des Planktons (> 250 μm) pro m^2 im Sempachersee an den Stellen A (tiefste Stelle), B und C (vergl. Abb. 2).

LEBENS LAUF

Beat Akeret, geboren am 20. Dezember 1962 in Winterthur
Bürger von Wiesendangen (ZH) und Nussbaumen (TG)

Bildungsgang:

- 1969 - 1978 Primar- und Sekundarschule in Wiesendangen
- 1978 - 1981 Berufslehre als Forstwart in Winterthur und Berufsmittelschule in Zürich
- 1981 - 1982 Anstellung als Gartenarbeiter und Ausbildung als Baumaschinenführer in Winterthur
- 1982 - 1985 Kantonale Maturitätsschule für Erwachsene in Zürich
- 1985 Eidg. Matura Typ C
- 1985 - 1989 Studium der Biologie an der ETH in Zürich
- 1989 Diplomarbeit am Inst. f. Phytomedizin an der ETH.
Diplom an der ETH, Abt. für Naturwissenschaften
- 1989 - 1993 Dissertation am IGW der ETH Zürich, Ausführung an der EAWAG in Dübendorf, Abt. für Limnologie/Hydrobiologie
- Seit 1992 Anstellung als Assistent an der EAWAG, Abt. Limnologie/Hydrobiologie

Adresse:

Beat Akeret
EAWAG
Abt. Limnologie
Überlandstr. 133
CH-8600 Dübendorf