

Die Daphnien des Brienersees

Unter besonderer Berücksichtigung des Hochwasserjahres 1999

Christian Rellstab & Piet Spaak, Teilprojekt D, Projekt „Veränderungen im Ökosystem Brienersee“
Dübendorf, 20. April 2006, Version 2.0



Titelbild:

Detailaufnahme einer lebenden Daphnie (Daphnia hyalina) aus dem Brienersee.

(Foto: Christian Rellstab)

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung	2
1) Biologie und Ökologie der Daphnien	3
1.1 Daphnien – Wasserflöhe – <i>Daphnia</i>	3
1.2 Ernährung.....	3
1.3 Reproduktionszyklus der Daphnien.....	3
1.4 Vertikale Wanderung.....	5
1.5 Parasiten.....	5
2) Brienerseeprojekt	6
2.1 Hintergrund.....	6
2.2 Zu beantwortende Fragen des Teilprojekts D.....	6
2.3 Probenahmestellen.....	7
3) Resultate aus den Untersuchungen	8
3.1 Daphnienpopulation des Brienersees von 1985-1987 und 1993-2005.....	8
3.1.1 Daphniendichte 1985-1987 und 1993-2005.....	8
3.1.2 Das Hochwasserjahr 1999.....	9
3.1.3 Nahrungsgrundlage – Phytoplankton von 1994-2005.....	11
3.1.4 Vergleich von Daphniendichten und Phytoplankton-Biomasse.....	12
3.1.5 Sexuelle Stadien (1985-1987 und 1993-2005).....	13
3.2 Populationsdynamik der Daphnien im Brienersee (2003-2006).....	14
3.2.1 Nahrungssituation der Daphnien.....	14
3.2.2 Qualitative Probenahmen – Methoden.....	16
3.2.3 Taxon-Zusammensetzung.....	16
3.2.4 Fekundität (Fruchtbarkeit).....	17
3.2.5 Size at Maturity (SAM) – Länge bei Erreichen der Geschlechtsreife.....	18
3.2.6 Sexuelle Reproduktion.....	19
3.3 Ein Blick in die Vergangenheit.....	20
3.3.1 Analyse von Sedimentkernen.....	20
3.3.2 Historische Literatur.....	23
3.4 Wurden die Ehippien 1999 vom Sediment zugeeckt?.....	24
3.5 Einfluss von Schwebstoffen auf die Fitness der Daphnien.....	27
3.5.1 Fütterungsversuch.....	27
3.5.2 Meiden Daphnien trübe Schichten?.....	30
3.6 Modelliertes Populationswachstum im Jahre 1999.....	35
3.6.1 Ausschwemmungshypothese.....	35
3.6.2 Bestimmung von Netto-Frühlings-Populationswachstumsraten.....	36
3.6.3 Reduktion der Geburtsrate b durch die tiefere Wassertemperatur.....	37
3.6.4 Erhöhung der Todesrate d durch den erhöhten Abfluss.....	38
3.6.5 Modellierung des Populationswachstums von 1999.....	40
3.6.6 „Egg ratio“ Methode.....	42
3.6.7 Das Hochwasser im August/September 2005.....	43
3.6.8 Zusammenfassung Populationswachstum und Ausschwemmung.....	44
3.7 Parasiten.....	45
4) Schlussfolgerungen	46
5) Danke	48
6) Literatur	50

Zusammenfassung

Seit Ende der 80er Jahre wird im Brienersee ein Rückgang des Felchenfangertrags beobachtet. Im Jahre 1999, in welchem der „Lawinewinter“ mit extremem Schneefall und das nachfolgende Jahrhunderthochwasser im Mai und Juni stattfand, brach der Ertrag bei den Felchen fast ganz ein und erholte sich erst im Jahre 2001 wieder, allerdings auf einem tieferen Niveau als zuvor. Durch diese Ereignisse beunruhigt, leitete der Kanton Bern ein multidisziplinäres Forschungsprojekt ein, welches die Erklärungen der festgestellten Veränderungen im Ökosystem Brienersee zum Ziel hatte.

In unserem Teilprojekt haben wir uns den Daphnien (Wasserflöhe) des Brienersees angenommen. Diese Kleinkrebse, die sich von Algen ernähren, sind die bevorzugte Nahrung der Brienersee-Felchen. Die Daphnienpopulation des Brienersees brach im Jahre 1999 ein, von Februar bis August konnten die Wasserflöhe nicht mehr im See nachgewiesen werden. Damit fehlte den Felchen die Nahrung und sie schlüpfen den Fischern durch die Netze. In diesem Bericht werden verschiedene Hypothesen getestet, die zum Einbruch der Daphnien geführt haben könnten: mangelnde Nahrung, negativer Einfluss der Schwebstoffe aus dem Schmelzwasser, Zudecken der Dauereier durch Sedimentation von Schwebstoffen, Parasitenbefall und Populationsverlust durch den hohen Abfluss während des Hochwassers.

Die Daphnienpopulation des Brienersees ist in den letzten zehn Jahren immer kleiner geworden. Dies ist auf den Rückgang des Nährstoffeintrags zurückzuführen, der das Algenwachstum kontinuierlich reduziert hat und hat keinen direkten Zusammenhang mit den Schwebstoffen. Heute ist die Nahrung für die Daphnien das ganze Jahr über limitierend und reicht von Dezember bis April/Mai nicht mehr für ein positives Populationswachstum. Dadurch ist die Population anfälliger auf äussere Einflüsse wie z. Bsp. ein Hochwasser geworden. Nach dem üblichen Einbruch im Winter brauchen die Daphnien immer länger, um sich im Frühling/Sommer wieder im See zu etablieren.

Ein Parasitenbefall und ein negativer Einfluss der Schwebstoffe konnten als Ursache für den Einbruch im Jahre 1999 ausgeschlossen werden. Unsere Experimente zeigen, dass die Schwebstoffkonzentration des Brienersees ist zu tief ist, um die Daphnien zu schädigen, auch während eines Hochwasserereignisses wie 1999. Auch konnten wir zeigen, dass die Dauereier damals nicht verstärkt zugedeckt wurden und damit die Möglichkeit gegeben war, dass im Frühling/Sommer wieder juvenile Tiere schlüpfen konnten. Basierend auf der kritischen Nahrungsgrundlage im Winter/Frühling und den ausserordentlich tiefen Wassertemperaturen im Jahre 1999 ist es sehr wahrscheinlich, dass die Daphnienpopulation den Verlust durch den hohen Abfluss während des Hochwassers nicht durch Populationswachstum kompensieren konnte. Dadurch wurde sie so stark verdünnt, dass die Tiere in Netzzügen nicht mehr nachgewiesen werden konnten. Gemäss unserer Modellierung konnte die Population erst im Juli 1999 wieder wachsen. Bei der Analyse von Sedimentkernen konnten Dauereier von Daphnien zurück bis 1955 gefunden werden. Von 1918 bis 1955 fehlten sie ganz. Dies deckt sich auch mit der historischen Literatur, in der wiederholt vom Fehlen der Daphnien im Brienersee berichtet wird. Die Daphnien scheinen sich vor 1955 nie dauerhaft im See etabliert zu haben.

Wir gehen davon aus, dass sich dieser Einbruch im Zusammenhang mit einem Frühlingshochwasser wieder ereignen könnte. Trotz der stetigen Abnahme der Daphniendichte in den letzten zehn Jahren ist es aber sehr unwahrscheinlich, dass die Daphnien in naher Zukunft für immer aus dem Brienersee verschwinden werden, da sich die Population immer wieder aus Dauereiern etablieren kann.

1) Biologie und Ökologie der Daphnien

1.1 Daphnien – Wasserflöhe – *Daphnia*

Die Daphnien (*Daphnia* sp.) gehören zur (Unter-)Ordnung der Wasserflöhe (Cladocera) und damit zu den Krebstieren (Crustacea). Der deutsche Name Wasserfloh ist irreführend und wohl auf die Grösse und die Fortbewegung der Daphnien zurückzuführen. Im Nahrungssystem eines Sees haben sie, zusammen mit anderen herbivoren Zooplanktonarten, eine grosse Bedeutung, da sie Algen konsumieren und selbst wieder eine wichtige Nahrungsquelle für planktivore Fische wie z. Bsp. Felchen darstellen. Daphnien sind in den meisten Seen für die Klarwasserstadien im Mai bis Juli verantwortlich: Mit zunehmender Lichteinstrahlung im Frühjahr können die planktischen Algen eine hohe Biomasse aufbauen, die den Daphnien als Nahrung zur Verfügung steht. So kann sich eine beachtliche Daphnienpopulation etablieren, die sich von Algen ernährt, bis letztere die Frassverluste nicht mehr ausgleichen können. Durch das Schwinden der Algen wird das Wasser klar und die Sichttiefe steigt markant an.

Daphnien wachsen durch Häutungen, haben also kein kontinuierliches Wachstum, und werden in Schweizer Seen bis zu 2 mm gross. In der Wissenschaft haben Daphnien einen hohen Stellenwert: Da sie sehr empfindlich auf Fremdstoffe reagieren, werden Daphnien in der Ökotoxikologie verwendet, um die Toxizität von verschiedenen Stoffen zu testen: Seit kurzem werden sie z. Bsp. in der Wasserversorgung Zürich anstelle von Forellen für die Trinkwasserqualitätsprüfung verwendet. In der Evolutionsforschung sind die Daphnien wegen ihrer besonderen Fortpflanzung (siehe Kapitel 1.3), ihrer Fähigkeit Hybriden zu bilden, ihrer Plastizität in Anwesenheit von Alarmstoffen ihrer Feinde (so genannte Kairomone) und dem reichen Vorkommen von Daphnienparasiten (siehe Kapitel 1.5) besonders beliebt. In der Ökologie sind sie wegen ihrer Stellung im Nahrungsnetz von grosser Bedeutung.

1.2 Ernährung

Daphnien sind Filtrierer und ernähren sich mehrheitlich von Algen, aber auch von Bakterien und anderen organischen Quellen. Mit ihrem Filterapparat filtrieren sie ihre Umgebung und können gegebenenfalls das Filtrat mit ihrer Furkakralle (sichtbar in Abb. 2a/b) verwerfen. Die Nahrung wird also innerhalb eines gewissen Grössenspektrums nicht wirklich selektiv aufgenommen. Von den im Brienersee vorkommenden Algengruppen werden sich die Daphnien wohl v.a. von Chrysophyceen, Haptophyceen, Cryptophyceen, Prasinophyceen, sowie kleinere Zellen von Diatomeen und Chlorophyceen ernähren (persönliche Mitteilung HR Bürgi). Daphnien der *Daphnia longispina* Gruppe, zu der auch die Daphnien des Brienersees gehören, benötigen 0.2 mg POC/l (partikulärer organischer Kohlenstoff), um ihre Populationsgrösse erhalten zu können (LAMPERT, 1978). Für das reine Überleben reichen Bruchteile (bis zu 0.01 mg POC/l) dieser Menge (MÜLLER-NAVARRA & LAMPERT, 1996).

1.3 Reproduktionszyklus der Daphnien

Daphnien sind zyklisch parthenogenetisch (Abb. 1): Bei guten Lebensbedingungen gibt es nur Weibchen, die Klone von sich selbst produzieren (Abb. 2a/b). So können Daphnien innert kürzester Zeit und energetisch „billig“ ein grosses Populationswachstum erreichen. Wenn die Bedingungen schlechter werden, z. Bsp. während Klarwasserphasen oder im Herbst, wechseln Daphnien oft zur sexuellen Reproduktion über, d. h. die Weibchen produzieren Männchen (Abb. 2c) und unbefruchtete Dauereier (Abb. 2d). Diese Weibchen mit Dauereiern werden im Normalfall von den Männchen befruchtet. Dabei können Kreuzungen zwischen verschiedenen Daphnienarten stattfinden (Hybridisierung), deren Nachkommen normalerweise fertil sind und in einigen Schweizer

Seen sogar das dominante Taxon (systematische Gruppe) darstellen. Die Dauereier, umgeben von einer Hülle, die Ehippium genannt wird, werden von den Weibchen ins Wasser abgegeben und sinken zum Seegrund, können aber auch an der Wasseroberfläche bleiben (so genannte „Floating ehippia“) und später sinken. Zum Teil werden die im Oberflächenfilm des Wassers gefangenen Ehippien auch durch Winde und Strömungen ans Ufer verdriftet. Die Ehippien können Eis, Austrocknung und den Magen von Fischen ohne Schaden überstehen. Sie sind für die Daphnien wichtig, weil sie neue Habitate besiedeln (z. Bsp. durch den Transport durch Wasservögel) und lokale Populationen nach einer Katastrophe wieder neu etablieren können. In den meisten Fällen sind die Dauereier aber schlicht dazu da, dass die Daphnienpopulation die nahrungsarme Zeit im Winter überstehen kann, da die Weibchen in dieser Zeit (fast) keine asexuellen Eier mehr produzieren können und viele Tiere sterben.

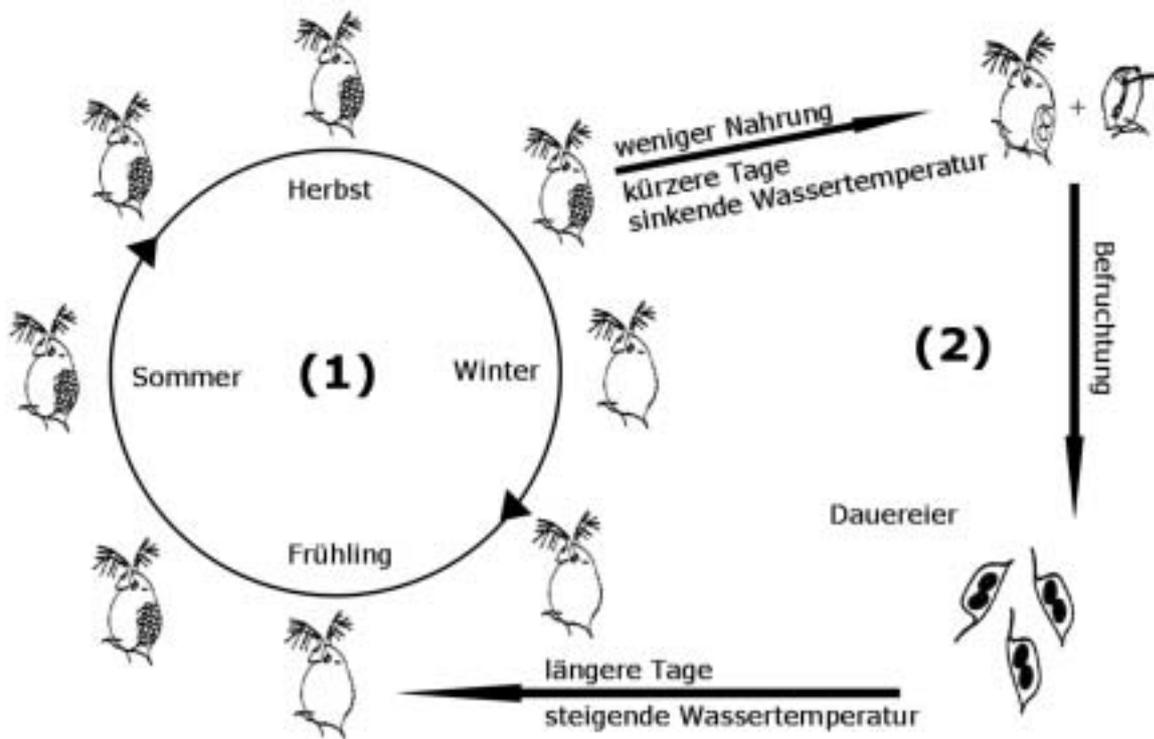


Abbildung 1: Normaler jährlicher Reproduktionszyklus der Daphnien: (1) Asexuelle/ klonale Fortpflanzung; (2) Sexuelle Fortpflanzung mit Bildung von Dauereiern in Ehippien.

Am Seegrund abgelagerte biologische Relikte und Ehippien stellen Archive dar, die durch Sedimentkerne analysiert werden können, um z. Bsp. Änderungen der Artzusammensetzung (JANKOWSKI & STRAILE, 2003), Frassdruck durch Fische (JEPPESEN et al., 2002) oder Trophie (KELLER et al., 2002) eines Sees zu rekonstruieren.

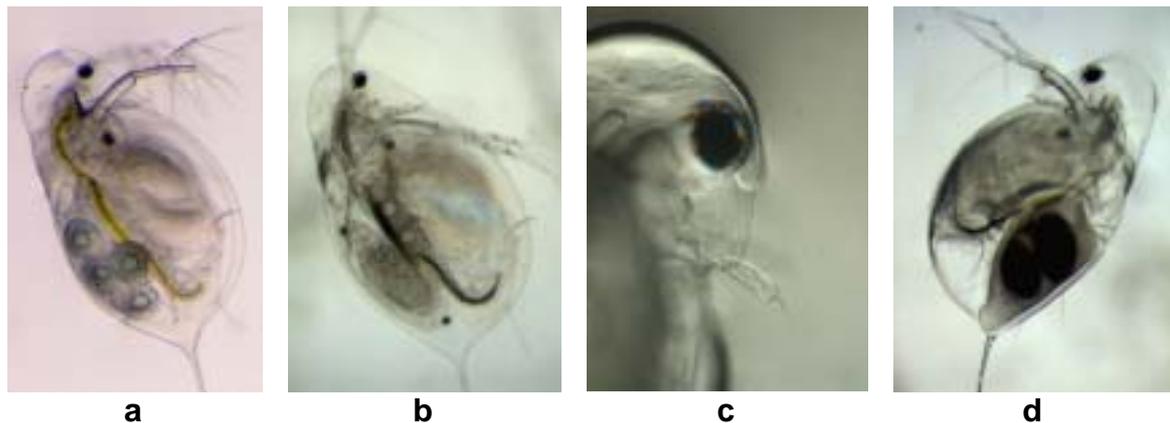


Abbildung 2: Daphnien aus dem Brienersee: a) Asexuelles Weibchen mit Eiern; b) Asexuelles Weibchen mit Embryos kurz vor dem Schlüpfen; c) Detailansicht des Kopfes eines Männchens; d) sexuelles Weibchen mit befruchteten Dauereiern in einem Ehippium.

1.4 Vertikale Wanderung

Daphnien können ihre horizontale Position im See kaum beeinflussen, der Transport geschieht v.a. passiv durch Strömungen. Hingegen wandern die meisten Daphnienarten vertikal, verbringen die Nacht in der warmen, nahrungsreichen Oberflächenschicht, verlassen diese vorteilhafte Umgebung während des Tages und wandern ins kalte und nahrungsarme Hypolimnion (für eine ausführliche Zusammenfassung siehe LAMPERT, 1989; DE MEESTER et al., 1999). Mit dieser Strategie können sie die so genannte lichtabhängige Mortalität reduzieren („lieber hungrig als tot“): sie vermeiden so einerseits die schädliche UV-Strahlung (allerdings würde dazu eine Wanderung von wenigen Metern reichen) und verringern den Prädationsdruck durch die Fische, die rein optisch jagen. Die Wanderung ins Hypolimnion hat aber energetisch nicht nur Nachteile: Erstens ist die reine Wanderung mit keinen zusätzlichen energetischen Kosten verbunden, zweitens gibt es in gewissen Seen so genannte „deep chlorophyll layers“, die viel Nahrung enthalten, und drittens benötigt eine Daphnie bei tiefen Temperaturen auch weniger Energie für ihren Metabolismus.

1.5 Parasiten

Viele Daphnienparasiten sind mittlerweile bekannt, wobei Bakterien, Pilze und Protozoen am häufigsten auftreten (GREEN, 1974; EBERT et al., 1997). Diese Organismen haben oft eine sehr kurze Generationsdauer und können damit sehr schnell auf Änderungen in ihrer Wirtpopulation reagieren. Parasiten können einen starken Einfluss auf die Fitness der Daphnien haben, indem sie deren Fekundität und Überleben reduzieren. Leider gibt es nicht viele Untersuchungen, die sich Daphnienparasiten in grossen Seen widmen (nur BITTNER, 2001; WOLINSKA, 2006). Allerdings weiss man, dass der Anteil von infizierten Daphnien in nährstoffarmen Seen, bei entsprechend niedrigen Daphniendichten, tief ist. Einerseits reduziert die tiefe Wirtsdichte die Ansteckungswahrscheinlichkeit, ausserdem filtrieren gut genährte, grosse Tiere in eutrophen Seen mehr Wasser und damit auch mehr mögliche Übertragungsstadien von Parasiten (EBERT, 1995).

2) Brienzerseeprojekt

2.1 Hintergrund

Seit Ende der 80er Jahre wird im Brienzersee ein Rückgang des Felchenfangertrags beobachtet. Gemäss Aussagen von Fischern und Anwohnern soll der See in dieser Zeit trüber geworden sein. Im Jahre 1999, in welchem der „Lawinewinter“ mit extremem Schneefall und das nachfolgende Jahrhunderthochwasser im Mai und Juni stattfand, brach der Ertrag bei den Felchen fast ganz ein und erholte sich erst im Jahre 2001 wieder, allerdings auf einem tieferen Niveau als zuvor. Gleichzeitig konnte der Kanton Bern bei seinen Routineuntersuchungen von Februar bis August 1999 keine Daphnien mehr nachweisen. Da sich die Felchen des Brienzersees vor allem von Daphnien ernähren (MAURER & GUTHRUF, 2003) und in den Jahren 1999 und 2000 wegen stark vermindertem Wachstum durch die Netze schlüpfen, wurde hier ein direkter Zusammenhang vermutet.

Für Details siehe WÜEST et al. (2003).

2.2 Zu beantwortende Fragen des Teilprojekts D

Im vorliegenden Teilprojekt D soll primär untersucht werden, warum die Daphnienpopulation im Jahre 1999 einbrach, unter besonderer Berücksichtigung der Nahrungsgrundlage und der Schwebstoffe (Gletscherwasser aus dem Einzugsgebiet). Dafür sind natürlich breitere Untersuchungen nötig, um den Effekt von verschiedenen Faktoren auf die Populationsdynamik der Daphnien in diesem Typ See zu charakterisieren.

Folgende Fragen sollen dabei beantwortet werden:

- Kann man Dauereier von Daphnien in Sedimentkernen finden? Und falls ja, sind sie während des 20. Jahrhunderts gleichmässig verteilt?
- Wie hat sich die Daphnienpopulation seit Beginn der Brienzersee-Routineuntersuchungen des Kantons Bern entwickelt?
- Wie steht es heute um die Nahrungsgrundlage der Daphnien im Brienzersee?
- Wie sieht ein typisches Daphnienjahr im Brienzersee aus? Überwintern die Daphnien als asexuelle Population oder als Dauereier?
- Hat der hohe Eintrag an Schwebstoffen während des Hochwassers im Jahre 1999, in Kombination mit der kleinen Nahrungsmenge im Frühling, zum Einbruch der Daphnienpopulation geführt?
- Wandern die Daphnien vertikal ab, um besonders trübe Schichten zu meiden?
- Wurden die Dauereier der Daphnien durch das Hochwasser 1999 vermehrt zugedeckt und erhielten daher später ihren Schlüpfstimulus nicht mehr?
- Sind Parasiten für den Einbruch der Population im Jahre 1999 verantwortlich?
- Könnte es sein, dass ein grosser Teil der Daphnienpopulation im Frühling 1999 durch den erhöhten Abfluss während des Hochwassers ausgeschwemmt wurde?
- Was hat zum Einbruch der Daphnienpopulation im Jahre 1999 geführt?
- Können sich die Ereignisse des Jahres 1999 jederzeit wiederholen?

2.3 Probenahmestellen

Für diese Untersuchungen wurden an verschiedenen Stellen des Brienersees Proben genommen. Abb. 3 zeigt eine grobe Übersicht:

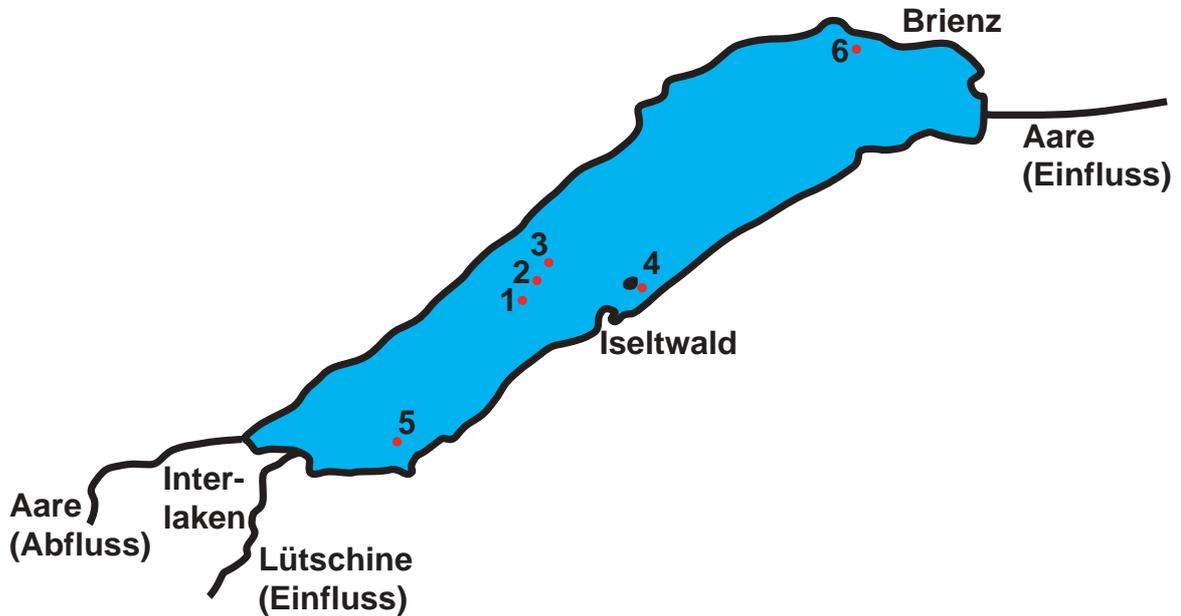


Abbildung 3: Probenahmestellen im Brienersee:

- 1) Routineprobenahmen
- 2) Standort der Sedimentfallenverankerung
- 3) 24 h Untersuchungen (Vertikalwanderung)
- 4-6) Entnahmestellen von Sedimentkernen

3) Resultate aus den Untersuchungen

3.1 Daphnienpopulation des Brienersees von 1985-1987 und 1993-2005

3.1.1 Daphniendichte 1985-1987 und 1993-2005

Seit 1995 beprobt das GBL (Gewässer- und Bodenschutzlabor) des Kantons Bern das Zooplankton des Brienersees. Zusätzlich haben Arthur Kirchhofer (1985-1987) und Monika Pfunder (1993/1994) bereits früher Proben genommen (KIRCHHOFER, 1990; PFUNDER, 1995), die nun von uns ausgezählt wurden. Kirchhofer und Pfunder haben viele verschiedene Tiefenstufen beprobt, das GBL hat bis Ende 2003 zwischen 20-100 m und 0-20 m Tiefe unterschieden, und danach nur noch ein Netzzug von 0-100 m durchgeführt. Für die folgende Analyse dieser Daten wurden daher die gesamte Daphnienkonzentrationen von 0-100 m analysiert. Zwar konnten wir vereinzelt Daphnien in Proben von grösserer Tiefe finden, man muss jedoch davon ausgehen, dass es sich dabei um Ausnahmen oder sterbende Tiere handelt. Ausserdem können natürlich bei der Manipulation der Proben Tiere von der einen in die andere Probe gelangen.

Abb. 4 zeigt den Verlauf der Daphniendichte von 1985-2005 (wobei von 1988 bis Ende 1993 keine Daten vorhanden sind).

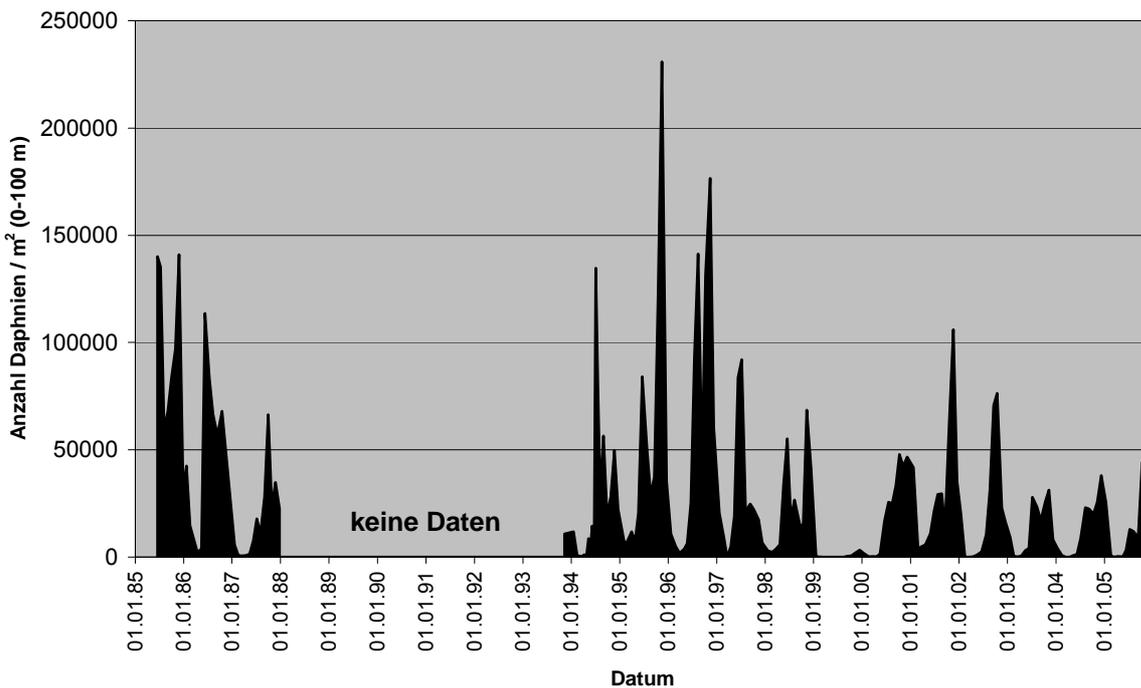


Abbildung 4: Totale Daphniendichte des Brienersees von 1985 bis 2005. Von Januar 1988 bis Oktober 1993 liegen keine Zooplanktonproben vor. Daten: GBL, Arthur Kirchhofer und Monika Pfunder.

Folgende Erkenntnisse können daraus gewonnen werden:

- Die Dichten der 1986- und 1987-Proben scheinen eher tief zu sein. Ob die Daphniendichte in dieser Zeit wirklich tiefer war oder ob diese Differenzen mit den unterschiedlichen Probenahmarten (viele verschiedene Tiefenstufen in den 80er Jahren) zu erklären sind, ist unklar.

- Seit den im Jahre 1995 gestarteten Routine-Untersuchungen des GBLs sind die Daphniendichten kontinuierlich zurückgegangen. Dies kann auch statistisch belegt werden, wenn man den Verlauf der jährlichen Durchschnittsdichten (Abb. 5) analysiert.
- Besonders ausgeprägt ist dies jeweils im Winter und Frühling: Das GBL findet mittlerweile im Winter regelmässig keine Daphnien mehr in ihren Proben. Auch zieht sich dieser „Winter“ mittlerweile bis Ende Mai hinaus. Abb. 5 zeigt, dass die Daphnienpopulation von Februar bis Juni überdurchschnittlich stark kleiner geworden ist. Die hohen Daphniendichten werden immer später erreicht.
- Der früher regelmässig vorhandene starke Juli-Peak ist in den letzten Jahren verschwunden oder hat sich stark abgeschwächt. Es scheint, wie wenn es pro Jahr nur noch eine Populationswachstumsphase gibt, mit der höchsten Daphniendichte zwischen Oktober und Dezember. Dieses Maximum innerhalb eines Jahres liegt heute noch bei ca. 50'000 Tiere pro m², im Vergleich zu über 150'000 Mitte der 90er Jahre.
- Das Jahr 1999 ist ein klares Ausnahmejahr: Zwar sind die Dichten der Daphnien im Brienzersee nach 1999 grundsätzlich tiefer als vorher, jedoch konnte sich die Population vom Einbruch gut erholen.

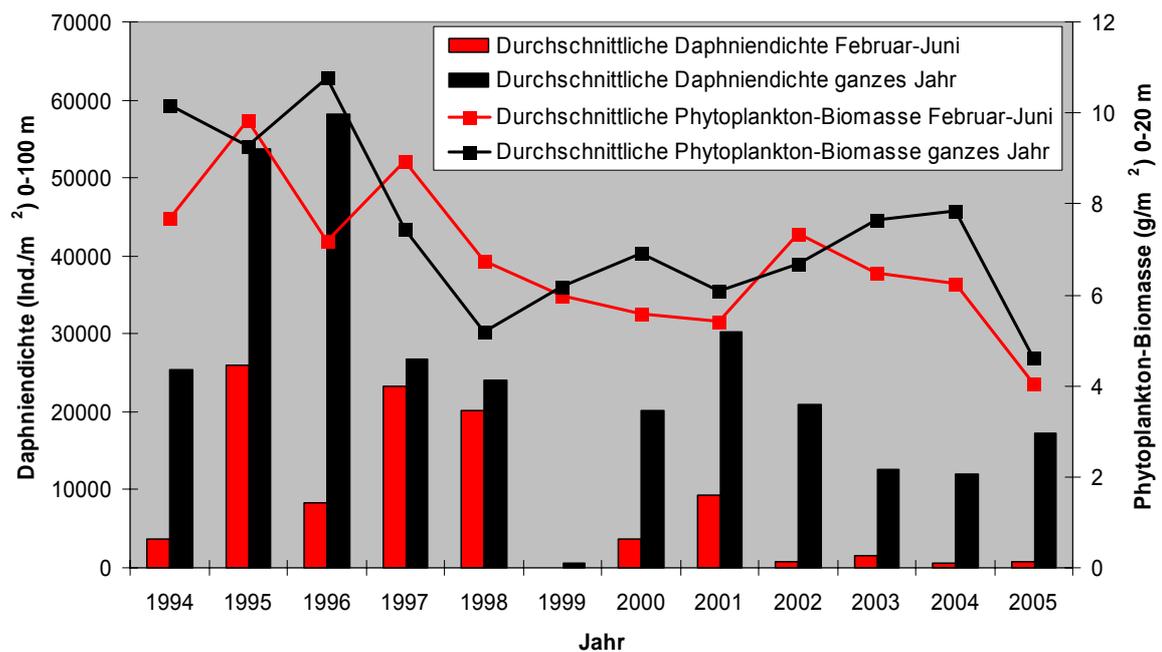


Abbildung 5: Durchschnittlichen Daphniendichte (Säulen) und Phytoplankton-Biomasse (Linien) von 1994 bis 2005. Rot: Februar-Juni. Schwarz: ganzes Jahr. Daten: GBL.

3.1.2 Das Hochwasserjahr 1999

Im Jahre 1999, dem Jahr des „Lawinewinters“ und den darauf folgenden Überschwemmungen, konnte das GBL von Februar bis August gar keine Daphnien mehr in ihren Proben nachweisen (Abb. 6).

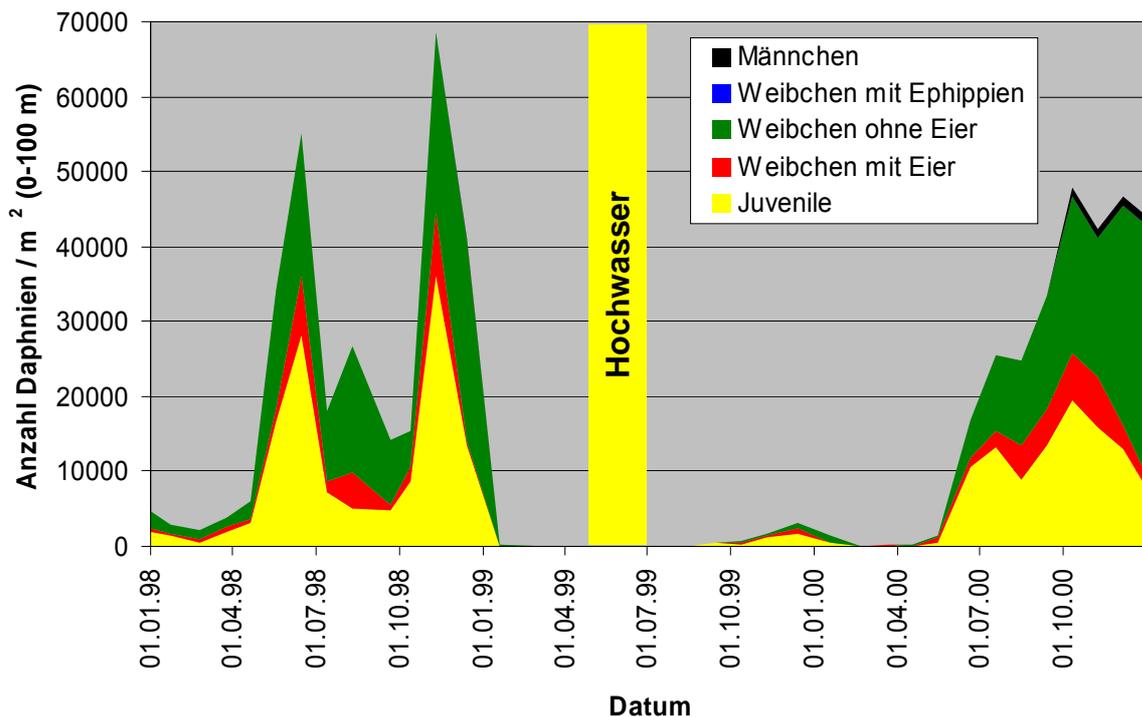


Abbildung 6: Daphniendichte von 1998 bis 2000, aufgeteilt nach Gruppen. Daten: GBL.

Im Januar 1999 brach die Daphnienpopulation wie jedes Jahr im Januar ein, die tiefe Temperatur, der Nahrungsmangel und der Frassdruck durch die Fische werden normalerweise dafür verantwortlich sein. Doch dann blieb aus damals unbekanntem Gründen das Frühlingswachstum der Daphnienpopulation aus. Erst im September konnten wieder Daphnien gefunden werden, eine kleine Population hatte sich wieder im See etabliert. Das Jahr 2000 hingegen scheint ein ganz normales Jahr darzustellen, auch wenn die Felchen des Brienersees auch in diesem Jahr nur wenig wuchsen und damit kaum gefangen werden konnten.

Wir gehen davon aus, dass die Daphniendichte des Brienersees im Jahre 1999 nie „0“ war. Es ist unmöglich, dass in so kurzer Zeit alle Daphnien eines derart grossen Sees wie der Brienersee einfach sterben oder verschwinden. Einzelne Individuen werden immer überleben und können die Population dank ihres klonalen Wachstums bei günstigeren Bedingungen jederzeit wieder starten. Zooplanktonproben sind immer eine Stichprobe des Sees, und wenn die Daphniendichte extrem tief ist, kann es gut sein, dass man bei monatlichen Probenahmen mit je einem Netzzug wiederholt keine Tiere finden kann. Bei dem Netzdurchmesser (2 x 17 cm), den das GBL verwendet, beträgt die Detektionsgrenze 44 Daphnien pro m^2 . Ist die Daphniendichte deutlich tiefer, erhöht sich die Chance, dass man gar keine Daphnien in den Proben findet. Falls man dann bei der Zählung nicht die ganze Probe auszählt, sondern wieder mit Stichproben arbeitet, verpasst man eventuell die wenigen Daphnien, die man in den Proben hat. Wir haben die „0“-Proben von 1999 analysiert und dabei nur in der Mai-Probe zwei asexuelle Weibchen mit Eiern gefunden, die restlichen Proben waren tatsächlich leer. Im Winter 2004 und 2005 konnten wir in unseren qualitativen Proben immer Daphnien finden, auch wenn das GBL die Dichte mit „0“ angibt. Grund dafür ist das grössere Wasservolumen, das wir beproben (mehr Netzzüge und grösserer Durchmesser). Dazu ein Beispiel: Im März 2005 konnten wir in unserer qualitativen Probe genau 1 Daphnie finden (10 Netzzüge von 0-70 m bei einem Netzdurchmesser von 26.5 cm). Dies entspricht einer Daphniendichte von 1.8 Daphnien pro m^2 !

3.1.3 Nahrungsgrundlage – Phytoplankton von 1994-2005

Seit 1994 beprobt das GBL das Phytoplankton des Brienersees. Dabei wird jeweils eine Sammelprobe (Schröderflasche) von 0-20 m Tiefe genommen. Abb. 7 zeigt einen Überblick. Daphnien ernähren sich von Algen mit einer Grösse von bis zu 40 µm.

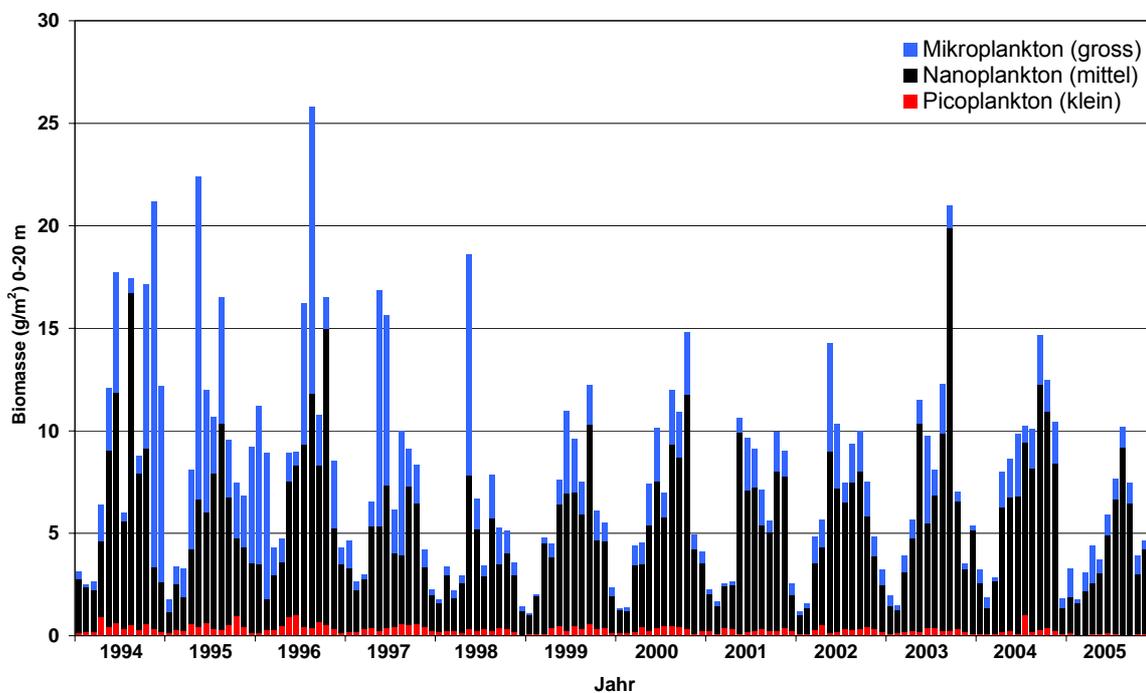


Abbildung 7: Totale Phytoplankton-Biomasse des Brienersees von 1994 bis 2005, aufgeteilt nach Grössenklassen. Mikroplankton: > 30 µm, Nanoplankton: 3-30 µm, Picoplankton: < 3 µm. Daten: GBL.

Bei der Gesamtbiomasse des Phytoplanktons ist ein kontinuierlicher Rückgang ersichtlich, der statistisch bewiesen werden kann, wenn man die durchschnittlichen jährlichen Biomassen analysiert (Abb. 5). Trotzdem ist der Trend nie so dramatisch wie bei den Daphnien- und Fischertragsdaten. Dies ist ein oft anzutreffendes Phänomen. Im Vierwaldstättersee z. Bsp. konnte trotz starker Reoligotrophierung lange gar kein negativer Trend der Phytoplankton-Biomasse nachgewiesen werden (BÜRGI et al., 1999; RELLSTAB, 1999). Das kann folgende Gründe haben:

- Eine Oligotrophierung hat normalerweise auch eine Erhöhung der euphotischen Tiefe zur Folge. Liegt diese Tiefe innerhalb des beprobten Bereichs, ist zwar die Konzentration an Algen kleiner, jedoch reicht deren Verbreitung tiefer (BÜRGI et al., 1999). Da Sammelproben durchgeführt werden, ist keine Veränderung festzustellen.
- Daten von Phytoplankton-Biomassen sind das Resultat des Grazings durch das Zooplankton. Hat es weniger Zooplankton, werden auch weniger Algen gefressen und deren Dichte ist damit höher. Insofern wird ein verzerrtes Bild dargestellt.
- Die Zusammensetzung und die Qualität des Phytoplanktons können sich verändern. Im Falle des Brienersees sind Pico- und Mikroplankton zurückgegangen, die Menge an Nanoplankton hat sich kaum verändert.

3.1.4 Vergleich von Daphniendichten und Phytoplankton-Biomasse

Vergleicht man die totale jährliche Biomasse des Phytoplanktons mit derjenigen der Daphniendichte (Abb. 5), findet man eine signifikante Korrelation der beiden (Abb. 8, Pearsons $r = 0.61$). Noch stärker ist die Korrelation, wenn man nur Mittelwerte von Februar bis Juni vergleicht ($r = 0.70$). Die Zusammenhänge zeigen deutlich, wie wichtig die Nahrungsgrundlage für die Populationsgrösse der Daphnien ist, und dies noch ausgeprägter in der ersten Jahreshälfte. Die mangelnde Nahrung ist also hauptsächlich für den kontinuierlichen Rückgang der Daphnienpopulation verantwortlich. Auch gut zu erkennen ist, dass das vorhandene Phytoplankton den Einbruch der Daphnienpopulation im Jahre 1999 nicht erklären kann (Kreis in Abb. 8).

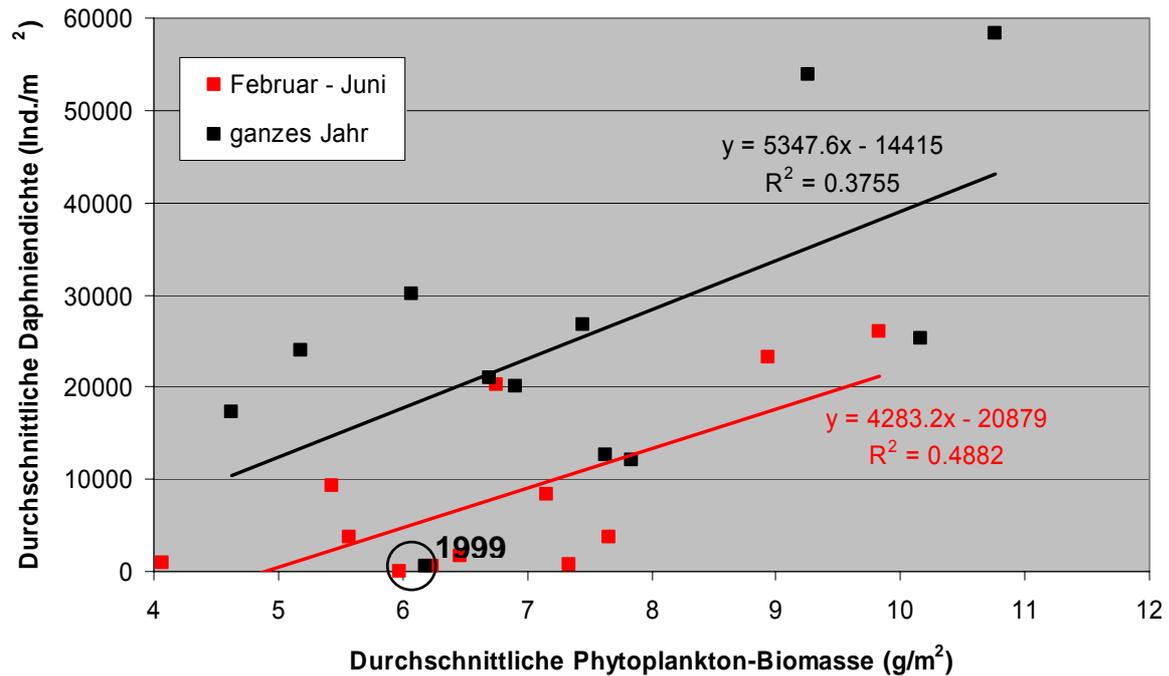


Abbildung 8: Vergleich zwischen der durchschnittlichen Daphniendichte und der Phytoplankton-Biomasse. Rot: Februar-Juni. Schwarz: ganzes Jahr. Daten: GBL.

3.1.5 Sexuelle Stadien (1985-1987 und 1993-2005)

Da sich die Nahrungsbedingungen für die Daphnien in den letzten 10 Jahren durch die Reoligotrophierung verschlechtert haben, und die Daphnien mittlerweile speziell im Winter sehr tiefe Dichten erreichen, kann man erwarten, dass die sexuelle Reproduktion und damit das Überwintern mittels Dauereier wichtiger geworden ist. Abb. 9 zeigt den Anteil an sexuellen Daphnien (Weibchen mit Ephippien und Männchen). Der Trend ist offensichtlich: Seit 1994 treten Ende Jahr immer häufiger sexuelle Stadien auf. Dabei könnte es sich aber auch um eine Verschiebung der Taxonzusammensetzung innerhalb der Daphnienpopulation handeln, d.h. dass Taxa, die eher sexuell überwintern, häufiger geworden sind. Ende 2005 machten sexuelle Daphnien 15% der gesamten Population aus.

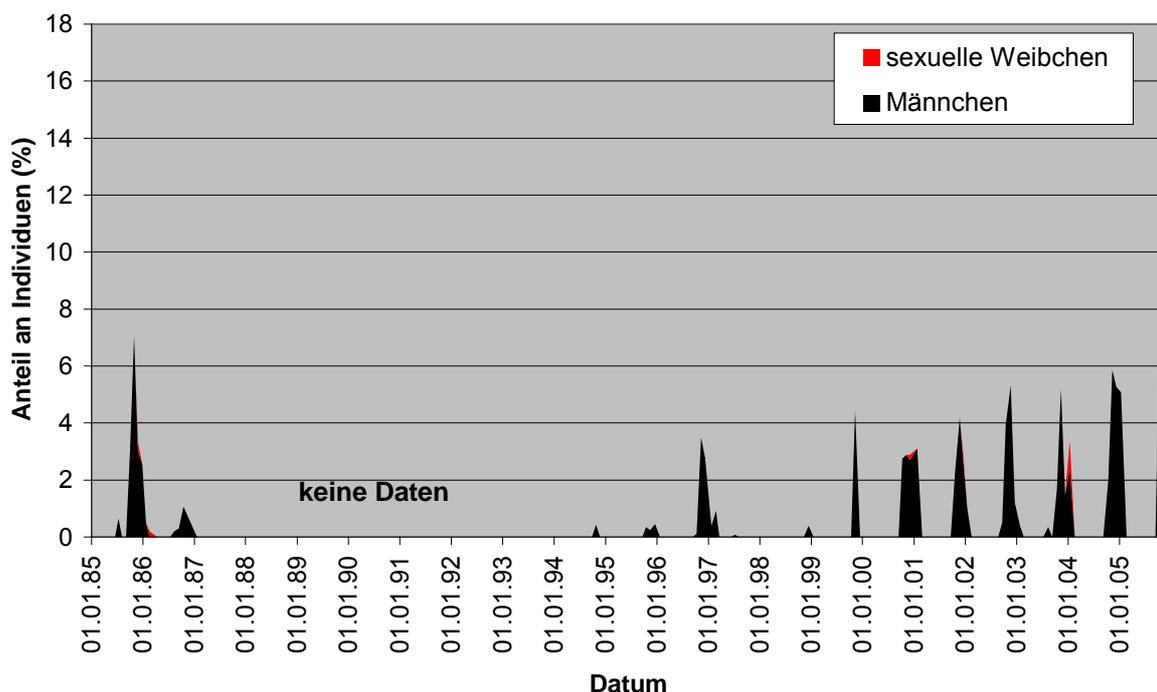


Abbildung 9: Anteil sexueller Stadien (Weibchen mit Ephippien und Männchen) der Daphnien von 1985-2005. Von Januar 1988 bis Oktober 1993 sind keine Daten vorhanden. Daten: GBL, Arthur Kirchofer, Monika Pfunder.

3.2 Populationsdynamik der Daphnien im Brienersee (2003-2006)

3.2.1 Nahrungssituation der Daphnien

Der POC (partikulärer organischer Kohlenstoff) ist der verlässlichste Parameter, um die Nahrungsbedingungen für Daphnien zu analysieren (MÜLLER-NAVARRA & LAMPERT, 1996). Andere benützte Parameter sind z. Bsp. die Phytoplankton-Biomasse oder der Chlorophyll-Gehalt des Wassers. Die Phytoplankton-Biomasse repräsentiert zwar die primäre Nahrungsquelle der Daphnien, sagt aber nichts über die Qualität (z. Bsp. Lipidgehalt) der Algen aus. Ausserdem können nicht alle Algen verwertet werden (siehe oben), jedoch auch Bakterien (KANKAALA, 1988) und organische Bestandteile von Schwebstoffen (GLIWICZ, 1986) als Nahrung genützt werden. Letztendlich ist der organische Kohlenstoff der energieliefernde Teil der Nahrung. Darum haben wir uns entschlossen, zusätzlich zu den Phytoplankton-, Chlorophyll- und Produktionsmessungen des GBLs und Teilprojekts C den partikulären organischen Kohlenstoff zu messen. Die erhaltenen Resultate dienen auch zur Wahl der Versuchsbedingungen im später beschriebenen Fütterungsversuch (Kapitel 3.5.1).

Methoden

Von Ende August 2004 bis Januar 2006 wurden am Probenahmepunkt 1 (Abb. 3) mindestens einmal pro Monat Wasserproben in den folgenden Tiefen genommen: 0, 2, 4, 6, 8, 10, 15, 20, 30 und 40 m. Die Proben wurden so bald wie möglich im Labor gefiltert (0.45 µm) und die Filter eingefroren. Von diesen Filtern wurde der POC (partikulärer organischer Kohlenstoff) gemessen. Dabei werden Filter und Filtrat unter Sauerstoffatmosphäre verbrannt. Das dabei entstandene Kohlendioxid wird ausgetrieben und dessen Absorption im Infrarot-Bereich gemessen.

Resultate und Interpretation

Abb. 10 zeigt die POC-Konzentration in verschiedenen Tiefen von September 2004 bis Januar 2006. Die POC-Konzentration liegt in einem Bereich zwischen 0.03 (Dezember 2004, Oberfläche) und 0.53 (Juni 2005, 4 m Tiefe) mg/l. Der durchschnittliche POC-Gehalt der obersten 30 m liegt im Bereich von 0.2 bis 0.4 mg/l im Sommer (Mai bis September) und 0.04 bis 0.15 mg/l im Winter (Abb. 11). Normalerweise findet man die höchsten POC-Konzentrationen in einer Tiefe von 4 m. Vergleiche mit anderen Seen zeigen, dass diese POC-Werte sehr tief und am ehesten mit sehr unproduktiven Bergseen zu vergleichen sind (WINDER, 2002). Wenn man bedenkt, dass der POC-Gehalt auch die nicht verwertbaren Algen, das Zooplankton, Kalk und andere nicht verwertbare organische Materialien beinhaltet, werden die wirklichen Futterkonzentrationen für die Daphnien noch tiefer sein. Nach starkem Regenfall oder nach einem Hochwasser (z. Bsp. im November 2004 und September 2005) ist der POC-Gehalt in der ganzen gemessenen 40 m Säule erhöht und gleichmässig verteilt.

Die Nahrung ist für die Daphnien während des ganzen Jahrs limitierend. Zwischen Dezember 2004 und April 2005 überstieg die POC-Konzentration in keiner Tiefe 0.2 mg/l. Diese Konzentration wurde in früheren Untersuchungen als die Nahrungskonzentration bestimmt, die *in situ* ein positives Populationswachstum erlaubt (LAMPERT, 1978). Vergleicht man die POC Daten des Brienersees mit der Populationsdynamik der Daphnien, ist dies auch im Brienersee der Fall. Ab einem POC-Gehalt (Durchschnitt 0-30 m) von 0.05 mg/l tragen asexuelle Weibchen Eier, ab 0.15 mg/l wächst die Population. Natürlich ist die Populationswachstumsrate aber auch von der Temperatur abhängig (siehe Kapitel 3.6.3).

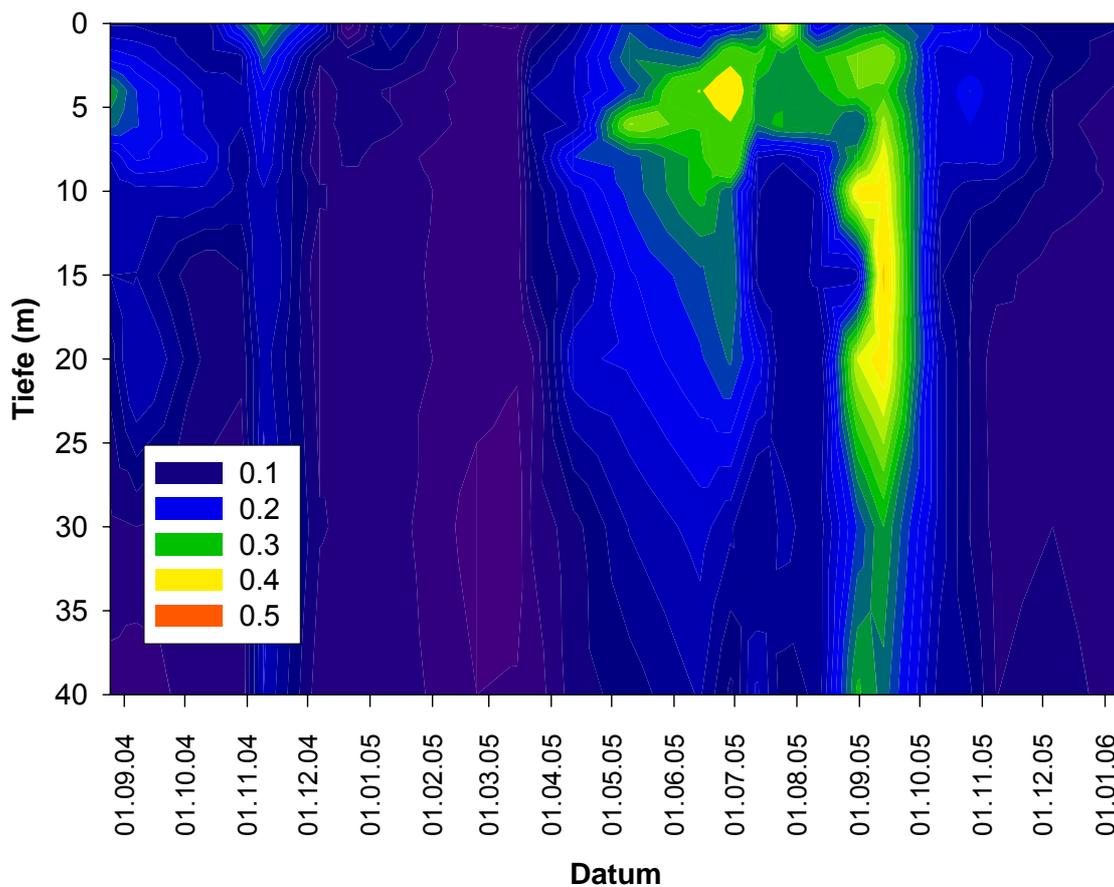


Abbildung 10: POC-Gehalt (mg/l) des Brienzersees von August 2004 bis Januar 2006 in verschiedenen Tiefen.

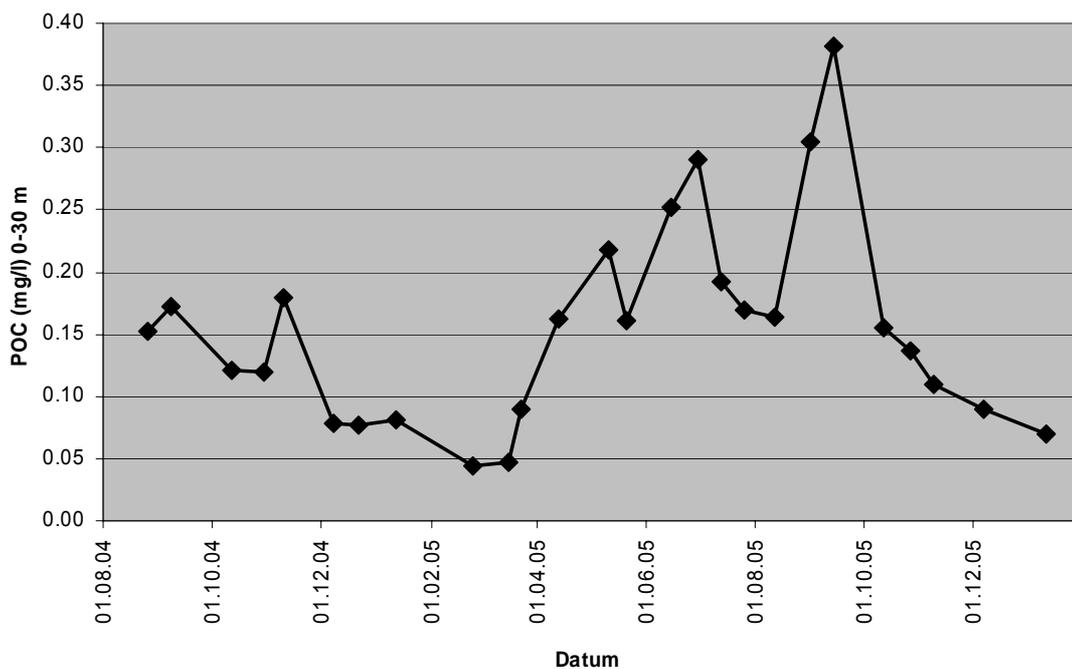


Abbildung 11: Durchschnittlicher POC-Gehalt des Brienzersees von August 2004 bis Januar 2006 (0-30 m Tiefe).

3.2.2 Qualitative Probenahmen – Methoden

Von August 2003 bis Januar 2006 wurden mindestens monatlich qualitative Lebendproben von Daphnien genommen. Dabei wurde ein 250 µm Einzelnetz und ein 95 µm Zwillingsnetz kombiniert und die Tiefe von 0-70 m beprobt. Die Daphnien wurden lebend und so bald wie möglich im Labor analysiert. 80 zufällig ausgewählte, asexuelle Daphnienweibchen (≥ 1 mm oder kleiner, falls es kleinere Tiere mit Eiern gab) wurden vermessen (Basis der Spina bis oberer Rand des Auges) und deren Eier gezählt. Dann wurden die Tiere bei -80°C gelagert. Zu einem späteren Zeitpunkt wurde das Taxon (systematische Gruppe) jedes einzelnen Tiers mittels Allozym-Elektrophorese (HEBERT & BEATON, 1989) bestimmt, da sich die Arten und Hybriden (Kreuzungen) der *Daphnia longispina* Gruppe, zu der die meisten Daphnien der Schweiz gehören, morphologisch nicht unterscheiden lassen. Benutzt werden dabei die beiden Enzym Loci AAT und AO, die artspezifisch für *Daphnia galeata* und *Daphnia hyalina* sind. Zwei andere Enzym Loci, PGM und PGI, wurden ebenfalls verwendet, sind nicht artspezifisch, können aber einen Eindruck über die genetische Variation der Population geben (Daten hier nicht gezeigt).

3.2.3 Taxon-Zusammensetzung

Die Taxa-Unterscheidung ist bei Daphnien wichtig, weil unterschiedliche Taxa verschiedene Eigenschaften haben können. So zeigte z. Bsp. *Daphnia hyalina* im Bodensee im Vergleich zu *Daphnia galeata* eine verminderte Ephippienproduktion, eine erhöhte vertikale Wanderungsaktivität und ein späteres Maximum der Populationsdichte (JANKOWSKI, 2002). Bei vielen Parametern haben Hybriden intermediäre Eigenschaften (SPAACK & HOEKSTRA, 1995; SPAACK et al., 2000).

Resultate

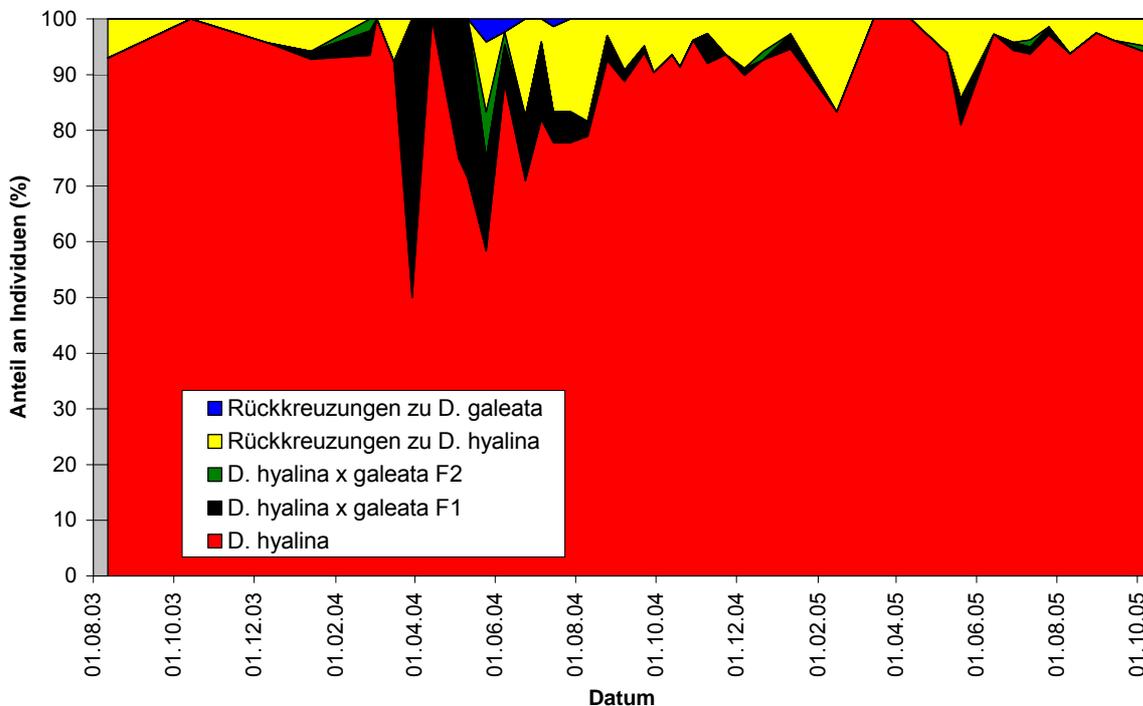


Abbildung 12: Taxon-Zusammensetzung der Daphnien von August 2003 bis Oktober 2005. Nur asexuelle Weibchen ≥ 1 mm. F1 = Hybrid erster Generation. F2 = Hybrid zweiter Generation.

Wie Abb. 12 zeigt, dominiert im Brienersee *Daphnia hyalina* (meist 90% der Daphnienweibchen), eine typische Art von oligotrophen Seen. Während der ganzen Untersuchungsperiode konnten aber auch immer wieder Rückkreuzungen, F1- und F2- Hybriden gefunden werden. Deren Anteil

ist meist marginal, nur Anfangs Sommer 2004 erreichten sie einen Anteil von etwa 40%. Im April 2004 waren zwar 50% der beprobten Weibchen F1-Hybride, allerdings war zu dieser Zeit die Stichprobenzahl zu klein, um gesicherte Aussagen zu machen. Grundsätzlich ist die genetische Variation relativ klein, was darauf hindeutet, dass sich die Daphnien des Brienersees wohl über das ganze Jahr mehrheitlich asexuell fortpflanzen.

3.2.4 Fekundität (Fruchtbarkeit)

Die Fekundität, normalerweise gemessen in Anzahl Eier pro Weibchen, ist ein wichtiger Fitnessparameter der Daphnienpopulation. Da Daphnieneier ganz einfach unter dem Binokular zu zählen sind, bieten sie ein einfaches und schnelles Mittel zur Analyse des Zustands der Population. Abb. 13 zeigt den Anteil der Weibchen, die Eier besitzen, Abb. 14 die durchschnittliche Eierzahl dieser Weibchen. Im Brienersee reicht im Winter die Nahrungsmenge anscheinend während drei Monaten nicht für eine Investition in die Reproduktion. In sehr nährstoffreichen Seen wie z. Bsp. dem Greifensee können wir während des ganzen Jahres Eier beobachten. Im Brienersee hingegen treten erst im April oder Mai die ersten eiertragenden Weibchen auf. Zu dieser Zeit ist die Fekundität am höchsten, allerdings muss man beachten, dass es quantitativ gesehen wenige Weibchen sind, die Eier tragen, und die noch tiefen Wassertemperaturen zu dieser Zeit eine lange Eientwicklungszeit bewirken (siehe Kapitel 3.6.3). Zwischen Juni und November ist die durchschnittliche Eierzahl kleiner als im Frühling, dennoch kann die Population wachsen, weil ein grösserer Anteil von Weibchen Eier trägt und die höhere Wassertemperatur kürzere Generationszeiten zulässt. Die Korrelation von POC-Gehalt und Fekundität ist statistisch signifikant.

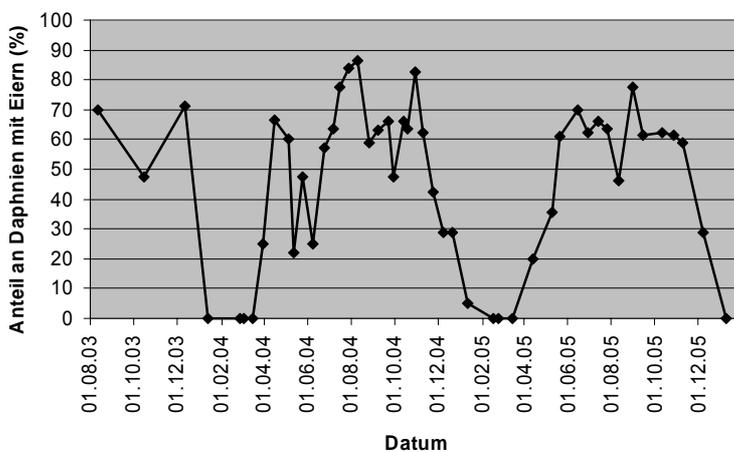


Abbildung 13:
Anteil an Daphnienweibchen (≥ 1 mm) mit Eiern von August 2003 bis Januar 2006.

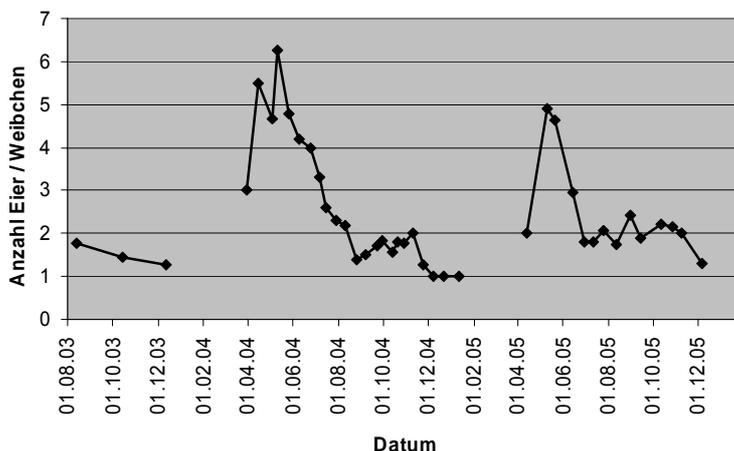


Abbildung 14:
Durchschnittliche Anzahl Eier pro Daphnienweibchen mit Eiern von August 2003 bis Januar 2006.

3.2.5 Size at Maturity (SAM) – Länge bei Erreichen der Geschlechtsreife

Die SAM wird normalerweise als Mass für den Frassdruck durch die Fische verwendet. Da die planktivoren Fische optisch jagen, sind die grossen Tiere am meisten gefährdet. Daphnien können diesem Druck entgegenwirken, indem sie bei Anwesenheit von Fischkairomonen früher und damit kleiner fruchtbar werden.

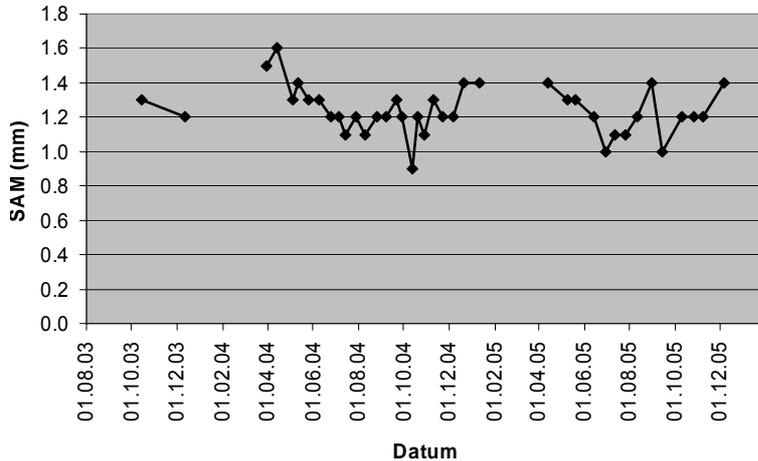


Abbildung 15:
SAM (Länge bei Erreichen der Geschlechtsreife) der asexuellen Daphnienweibchen von August 2003 bis Januar 2006.

Abb. 15 zeigt den Verlauf der SAM der letzten 2 Jahre (detaillierte Beschreibung der Methode in STIBOR & LAMPERT, 1993). Dabei zeigt sich ganz klar, dass Tiere mit Eiern im Sommer am kleinsten sind und die gesamte Population dann dem grössten Frassdruck ausgesetzt ist. Erst ab Oktober steigt die SAM wieder an. Interessant ist auch, dass die SAM während des Hochwassers im August/September 2005 kurzzeitig stark anstieg (mehr dazu in Kapitel 3.6.7).

3.2.6 Sexuelle Reproduktion

Methode

Zur Quantifizierung und Bestimmung des genauen Zeitpunkts der Ehippienproduktion wurden in der Mitte des Sees (Abb. 3) von Juli 2004 bis Januar 2006 Zylinder-Sedimentfallen in 50 und 250 m Tiefe verankert. Alle 1-2 Monate wurde das sedimentierte Material gesammelt, mit einem 250 µm Sieb nach Ehippien durchsucht und die Ehippien gezählt.

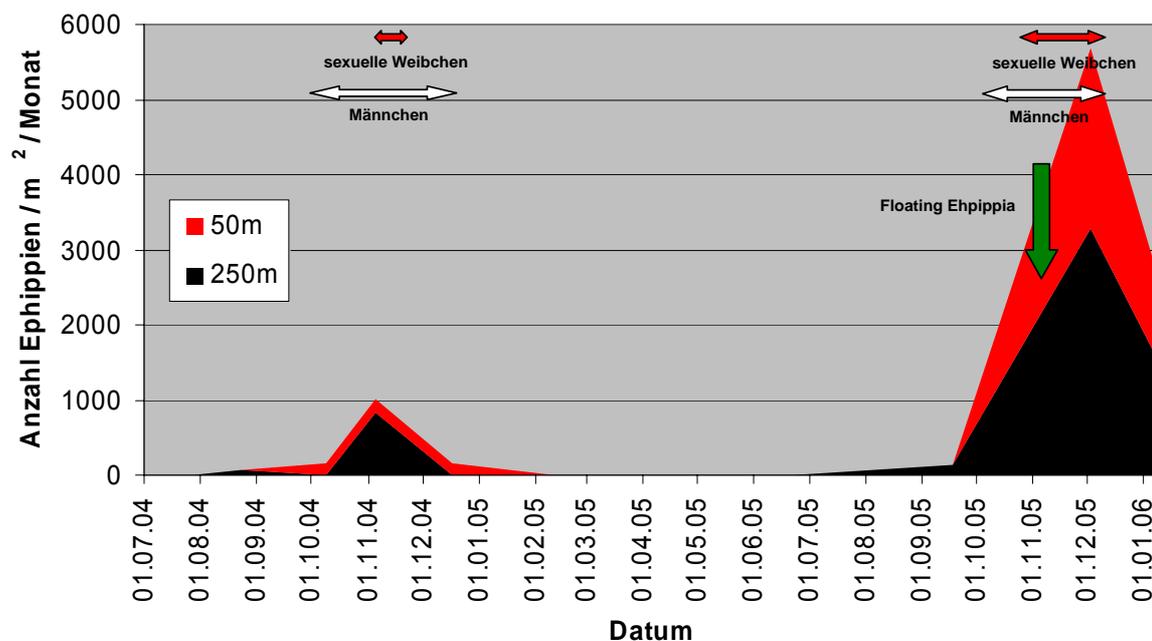


Abbildung 16: Ehippien in den Sedimentfallen. Anzahl pro m² und Monat in den beiden Tiefen 50 und 250 m. Pfeile: Vorkommen von Männchen (weiss) und sexuellen Weibchen (rot) in qualitativen und quantitativen Proben. Am 8. November 2005 wurden ausserdem „Floating Ehippia“ in grossen Mengen entdeckt (grüner Pfeil).

Resultate und Interpretation

Die Resultate aus den Jahren 2004 und 2005 (Abb. 16) zeigen ganz klar, dass es im Brienzensee nur eine Periode pro Jahr gibt, in der Dauereier gebildet werden. Männchen gibt es ungefähr von Anfangs Oktober bis Anfangs Januar, das Vorkommen von sexuellen Weibchen ist zeitlich beschränkter, im 2004 auf zwei Wochen, im 2005 auf fünf Wochen. Die vorliegenden Resultate zeigen auch, dass sexuelle Weibchen und Männchen zur gleichen Zeit vorkommen. Dies ist die Voraussetzung dafür, dass die Dauereier auch befruchtet werden können. Volle Ehippien konnten wir im Labor auch teilweise zum Schlüpfen bringen (16°C, Licht 16/8 h Tag/Nacht). Interessanterweise konnten wir am 8. November 2005 grosse Mengen von „Floating ehippia“ nachweisen. Ende 2005 fanden wir fast 6-mal mehr Ehippien in den Sedimentfallen als im 2004. Einen Unterschied zwischen der 50 und 250 m Falle gibt es statistisch gesehen nicht.

3.3 Ein Blick in die Vergangenheit

3.3.1 Analyse von Sedimentkernen

Wie in der Einführung erwähnt, können Daphnien Dauereier (umhüllt von Ehippien) produzieren, die auch auf den Seegrund sinken. Daher stellen Sedimentkerne ein Archiv für Untersuchungen dar, in denen verschiedene Aspekte wie z. Bsp. die Änderung der Artzusammensetzung, der Fischdruck und die Trophie analysiert werden können. Grundsätzlich produzieren Daphnien Dauereier, wenn die Bedingungen schlechter werden (z. Bsp. im Herbst). Trotzdem korreliert die Ehippiendichte in den Sedimenten der meisten Seen normalerweise mit der Phosphorkonzentration (z. Bsp. KELLER et al., 2002), da die Daphniendichte bei mehr Nahrung viel höher ist und sich Klarwasserphasen ausgeprägter und schneller entwickeln.

Methode

An drei verschiedenen Stellen des Brienersees wurden jeweils mehrere Kerne entnommen und analysiert (siehe Abb. 3): In der Bucht von Iseltwald (20 m Tiefe), in der Nähe von Brienz (190 m, Einzugsgebiet Aare) und vor Bönigen (240 m, Einzugsgebiet Lutschine). Letztere Sedimentkerne waren wegen grossem Sand- und Kiesgehalt und Luftblasen unbrauchbar. Die Datierung erfolgte in Zusammenarbeit mit Mike Sturm (Eawag, SURF, Sedimentologie). Dabei wurde die Cäsium¹³⁷-Konzentration in den verschiedenen Schichten gemessen. Da in den Jahren 1986 (Tschernobyl-Unglück) und 1963 (Bombentests) sehr viel Cäsium ins Sediment eingelagert wurde, können die entsprechenden Schichten leicht identifiziert werden (APPLEBY, 2001).

BR04-1A

(Vor Iseltwald, 20 m)

BR04-1D

(Vor Iseltwald, 20 m)

BR04-27

(Vor Brienz, 190 m)

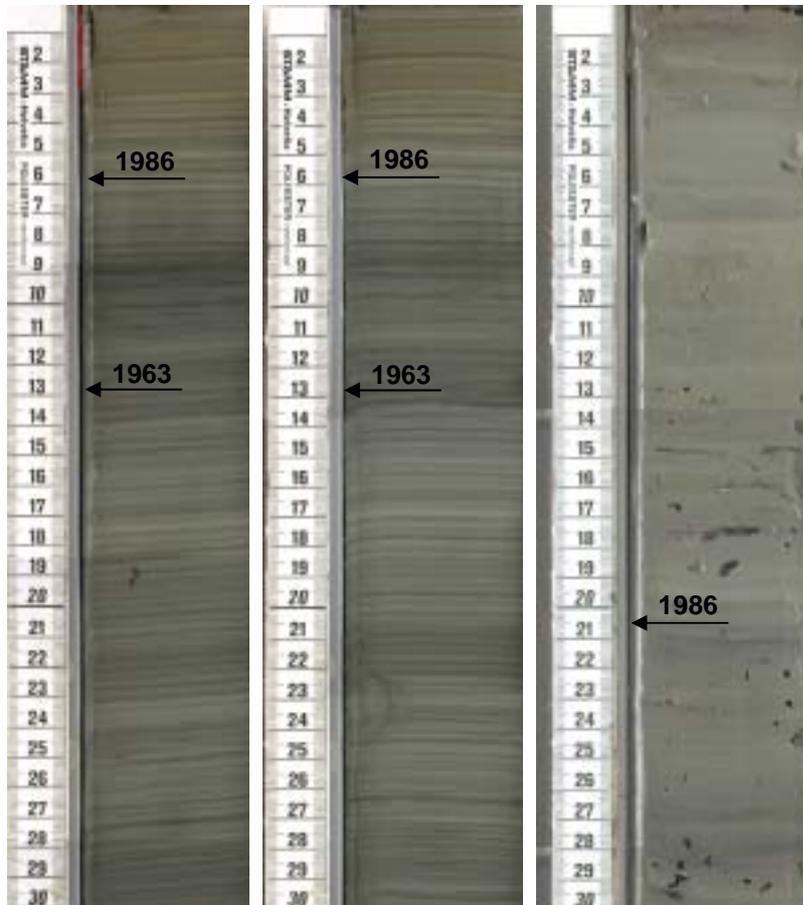


Abbildung 17:

Die drei analysierten Kerne. Die Pfeile zeigen die Cäsium¹³⁷-Datierung (Fotos: Alois Zwyszig und Christian Rellstab).

Mit Inter- und Extrapolation wird dann das Alter der übrigen Schichten geschätzt. Bei Iseltwald wurde Kern BR04-1B für die Cäsium-Datierung verwendet und bei den Kernen BR04-1A und BR04-1D nach leeren und vollen Ehippien gesucht. Bei Brienz wurde der Kern BR04-27 halbiert, eine Hälfte zur Datierung und die andere für die Ehippiensuche verwendet. Alle Kerne wurden in Schichten geschnitten (0.5 oder 1 cm), fotografiert (siehe Abb. 17) und schichtweise analysiert bzw. die leeren und vollen Ehippien (Abb. 18) gezählt (250 µm Sieb). Die erhaltenen Resultate wurden mit der historischen Literatur verglichen.

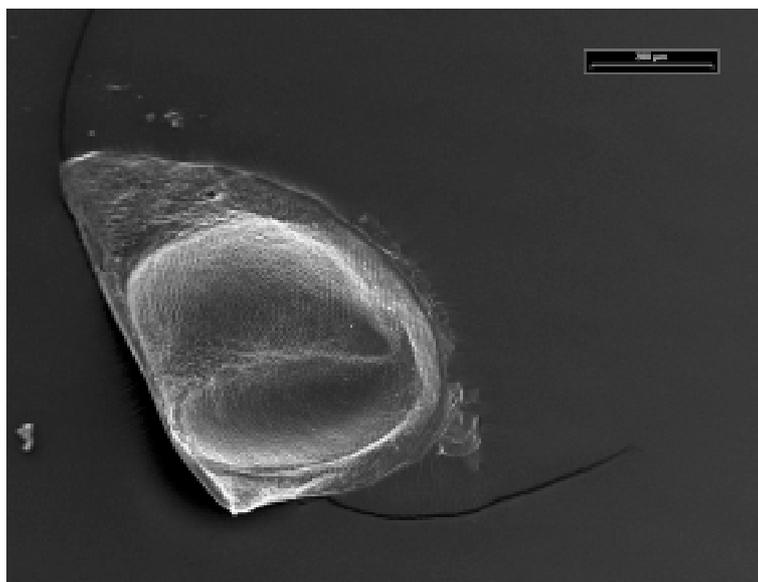


Abbildung 18:
Ehippium mit einem befruchteten Dauerei aus einem Brienserseekern (Foto: Christine Dambone).

Resultate und Interpretation

Tabelle 1 zeigt die Resultate der Cäsium¹³⁷-Datierung:

Kern	Ort	Tiefe (m)	1986 (cm)	Sedimentationsrate 1986-2004 (cm/Jahr)	1963 (cm)	Sedimentationsrate 1963-1986 (cm/Jahr)
BR04-1B	Iseltwald	20	5.75	0.34	13.75	0.35
BR04-27	Brienz	190	20.50	1.14	41.50	0.91

Tabelle 1: Zusammenfassung der Cäsium¹³⁷-Datierung der Sedimentkerne.

Die Kerne von Iseltwald zeigen eine gute Übereinstimmung mit Kernen, die schon früher am gleichen Ort gestochen wurden, die Sedimentationsrate beträgt im Durchschnitt 0.35 cm/Jahr. Der Kern von Brienz weist natürlich eine höhere Sedimentationsrate auf, da er in grosser Tiefe gestochen wurde. Zwischen 1963 und 1986 sind die Ablagerungen im Durchschnitt deutlich tiefer als nach 1986, was mit der Komprimierung des Sediments erklärt werden kann.

Abb. 19 zeigt die Dichte der Ehippien in verschiedenen Zeitperioden. Die höchsten Ehippiendichten findet man um 1980 (Höhepunkt der "Eutrophierung") und anfangs der 60er Jahre. Es fällt besonders auf, dass bei allen Kernen vor 1955 keine Ehippien mehr gefunden werden konnten. Dabei stammten die ältesten untersuchten Schichten ungefähr aus den Jahren 1932 (BR04-27) bzw. 1918 (BR04-1A/1D). Folgende Gründe könnten dafür verantwortlich sein: 1) Die Dichte an Ehippien war so klein, dass wir sie mit unserem Sedimentbohrer mit einem Durchmesser von 6 cm nicht finden konnten (eher unwahrscheinlich bei drei analysierten Kernen). 2) Die Daphnien waren zwar vorhanden, haben aber keine Ehippien produziert. Oder ganz nahe liegend: 3) Es waren zu dieser Zeit nie oder fast nie Daphnien im See vorhanden. Das Problem bei der Analyse

des Vorkommens von Ehippien in Sedimentkernen: Findet man Ehippien, ist das ein Beweis, dass es zu dieser Zeit Daphnien im See gab. Findet man aber keine, kann man aus oben genannten Gründen nicht darauf schliessen, dass der See frei von Daphnien war.

Auch anfangs der 90er Jahre (1990-1995) konnten wir in allen Kernen keine Ehippien finden. Das deckt sich auch mit den quantitativen Daten des GBLs und PFUNDER (1995), die allerdings erst im Jahre 1994 aufgenommen wurden. Zu dieser Zeit waren immer Daphnien vorhanden, die ersten Weibchen mit Ehippien wurden bei den Routineuntersuchungen allerdings erst im Jahre 2000 entdeckt. Seither können im Herbst regelmässig Weibchen mit Ehippien nachgewiesen werden. Dies bestätigt auch der Blick ins Sediment: Seit 1998-2000 treten Ehippien wieder regelmässig im Sediment auf. Warum die Ehippien wieder auftreten, ist schwierig zu sagen: Es könnte sein, dass dieses Phänomen mit der im See vorhandenen Nahrungskonzentrationen zu tun hat. Vielleicht war es vor 2000 möglich, rein als asexuelle Population über den Winter zu kommen. In den letzten Jahren scheinen die Bedingungen dafür nicht mehr gegeben zu sein. Eine andere Möglichkeit wäre auch die Etablierung eines Taxons im See, das sexuell aktiver ist (siehe auch Kapitel 3.1.5).

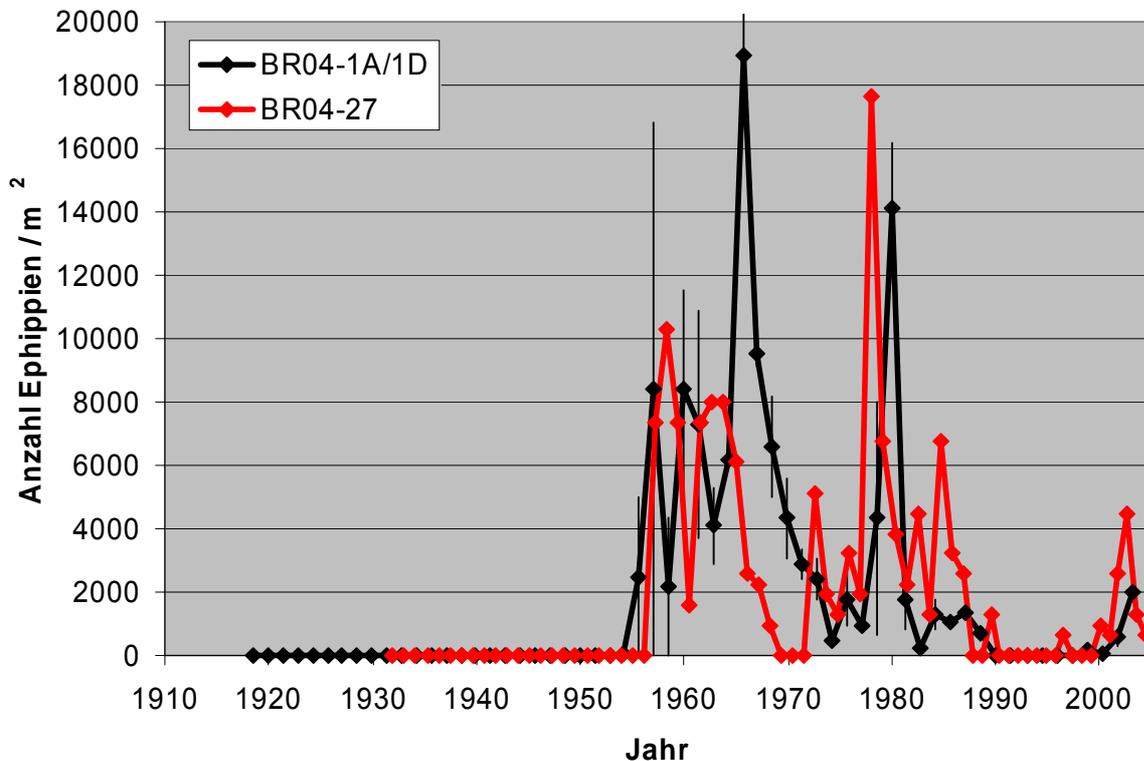


Abbildung 19: Durchschnittliche Anzahl Ehippien pro m² in den Kernen BR04-1A/1D (aus der Bucht von Iseltwald, Durchschnitt, schwarz) und BR04-27 (vor Brienz, rot) von 1918 bis 2004. Fehlerbalken: Standardabweichung.

3.3.2 Historische Literatur

Ein Blick in die historische Literatur (Tabelle 2) zeigt folgendes: LUTZ (1878), BURCKHARDT (1900), FLÜCK (1926) und WUHRMANN & CORTI (1947) berichten vom Fehlen der Daphnien. Nur HEUSCHER (1901) findet im Jahre 1897 Daphnien. Da es keinen Grund gibt, letzterer Untersuchung nicht zu glauben, muss es sich um ein kurzes Auftreten der Daphnien gehandelt haben.

Studie	Probenahme	Zeitpunkt	Daphnien?	Zitat	Bemerkung
LUTZ (1878)	1876	Frühling & Sommer	Nein	(erwähnt keine Daphnien)	Findet <i>Leptodora</i> , <i>Scapholebris</i> und <i>Bythotrephes</i>
BURCKHARDT (1900)	1895 & 1898	„Sommer“	Nein	„ <i>Daphnia</i> und <i>Bosmina</i> fehlen...“	Findet <i>Leptodora</i> , <i>Scapholebris</i> , <i>Bythotrephes</i> und <i>Diaphanosoma</i>
HEUSCHER (1901)	1897	August	Ja	„... <i>Daphnia hyalina</i> und zwar Weibchen mit Sommereiern und einzelne Männchen.“	Findet auch <i>Leptodora</i> , <i>Scapholebris</i> , <i>Bythotrephes</i> und <i>Diaphanosoma</i>
FLÜCK (1926)	1921/22	ganzes Jahr	Nein	„...eigentümliches Fehlen von <i>Bosmina</i> und <i>Daphnia</i> .“ „Es muss sich daher bei dem von Heuscher konstatierten Vorkommen um ein kurzes Gastspiel dieser Cladocere handeln.“	500 Proben analysiert Findet <i>Leptodora</i> , <i>Scapholebris</i> , <i>Bythotrephes</i> und <i>Diaphanosoma</i>
WUHRMANN & CORTI (1947)	1945/46	Oktober - März	Nein	„...typisches Fehlen der Cladoceren.“	

Tabelle 2: Übersicht über die historische Literatur vom Brienersee, welche über das Fehlen oder den Nachweis von Daphnien berichtet.

Wiederum könnte natürlich bei allen anderen Untersuchungen die Daphniendichte so klein gewesen sein, dass die Kleinkrebse durch Netzzüge nicht entdeckt wurden. Allerdings haben alle Autoren mit Ausnahme von WUHRMANN & CORTI (1947) den Sommer beprobt, und dort sollte die Daphniendichte genug hoch sein, um sie nachweisen zu können. FLÜCK (1926) z. Bsp. hat während eines ganzen Jahres 500 Proben analysiert und keine einzige Daphnie entdeckt, sie müssen also Anfangs der 20er Jahre gefehlt haben. Die Datengrundlage ist trotz dieser Referenzen sehr dünn, zu dieser Zeit gab es noch keine regelmässigen Routineprobenahmen, und wir denken auch, dass das Fehlen von Daphnien eher ein Grund für eine Publikation ist als deren Anwesenheit. Wie auch immer, sicher ist, dass die Daphnien vor 1950 zumindest wiederholt gefehlt haben, wenn sogar nicht ganz abwesend waren oder sich nie dauerhaft im See etablieren konnten.

3.4 Wurden die Ehippien 1999 vom Sediment zugedeckt?

Eine der Hypothesen des Teilprojekts D lautete, dass die Dauereier der Daphnien während des Hochwassers 1999 durch erhöhte Sedimentation zugedeckt wurden und daraus im Sommer 1999 keine juvenilen Tiere schlüpfen konnten. Bei der Analyse von Sedimentkernen ist es nicht möglich zu bestimmen, warum gefundene Ehippien leer sind. Entweder wurden sie nie von Männchen befruchtet, oder die juvenilen Tiere sind bereits geschlüpft, bevor die Ehippien vom Sediment zugedeckt wurden. Einen Aufschluss über den Anteil verlassener und nicht befruchteter Ehippien kann nur ein Vergleich von Kernen aus tiefen (BR04-27) und seichten Stellen (BR04-1A/1D) des Sees geben. In tiefen Stellen des Sees ist es unmöglich, dass Dauereier einen Schlüpfstimulus in Form von Licht oder Temperaturerhöhung erhalten (SCHWARTZ & HEBERT, 1987).

Methode

Ehippien, die in den in Kapitel 3.3.1 beschriebenen Kernen gefunden wurden, wurden darauf untersucht, ob sie auch Eier enthielten. Dabei wurden die Anteile voller Ehippien der beiden Kerne von Iseltwald gemittelt und den Anteilen des Kerns vor Brienz gegenübergestellt. Die Differenz der Anteile voller Ehippien zwischen den Kernen verschiedener Tiefen gibt dann Auskunft über die Anteile der leeren Ehippien des Kerns aus geringer Tiefe, deren juvenile Tiere bereits geschlüpft sind. Anhand der Fotos von den zwei Kernen bei Iseltwald (BR04-1A/1D), deren Jahresvarven schön sichtbar sind, wurde zusätzlich die jährliche Sedimentationsrate bestimmt, um zu überprüfen, ob es im Jahre 1999 eine erhöhte Sedimentation gab oder ob ein allgemeiner Trend vorliegt. Zusätzlich wurde untersucht, ob die vollen Ehippien, die in allen Kernen gefunden wurden, erfolgreich zum Schlüpfen gebracht werden können. Dabei wurden die Ehippien in filtriertem Seewasser bei 16°C in einem Thermoschrank gehalten (Licht 16/8 h Tag/Nacht) und wöchentlich geprüft, ob juvenile Tiere geschlüpft waren.

Resultate und Interpretation

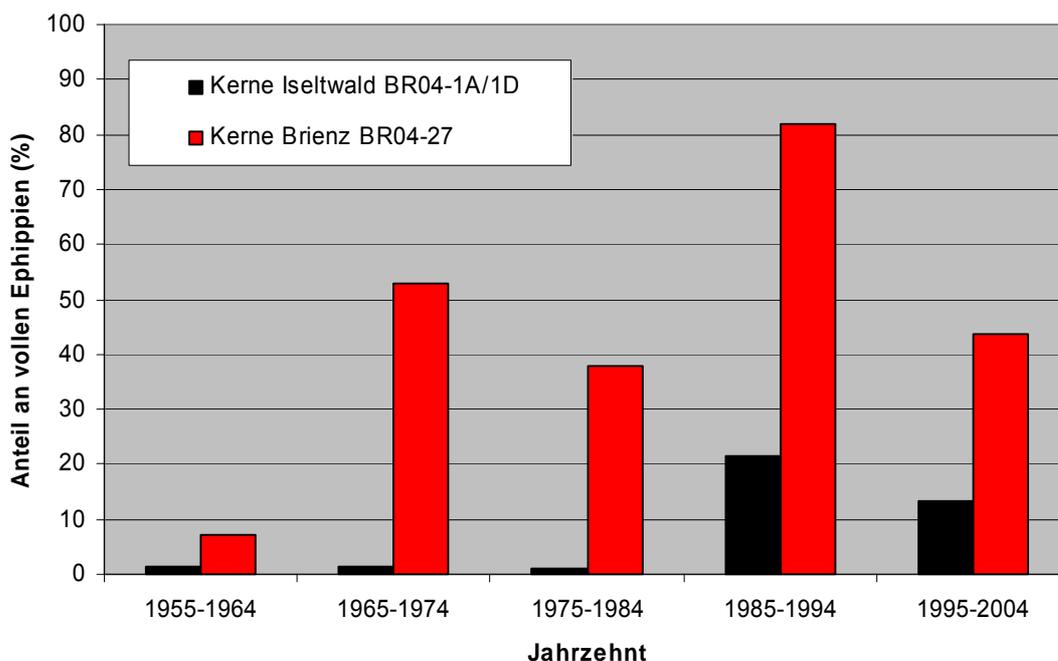


Abbildung 20: Anteil voller Ehippien in den Kernen bei Iseltwald (schwarz, 20 m Tiefe, Kerne BR04-1A/1D) und bei Brienz (rot, 190 m Tiefe, BR04-27) von 1955 bis 2004, zusammengefasst in Jahrzehnten.

Abb. 20 zeigt sehr deutlich, dass praktisch alle Ehippien, die in den Sedimentkernen in 20 m Tiefe gefunden wurde, leer sind (Durchschnitt: 86.6%). Dies im Gegensatz zu denjenigen des Sedimentkerns in der Tiefe von 190 m, wo man deutlich mehr volle Ehippien findet (Durchschnitt: 41.2%). Grundsätzlich, bei einer durchschnittlichen Sedimentationsrate von 3.5 mm bei Iseltwald, werden die Ehippien also nicht genügend zugedeckt, um die juvenilen Tiere am Schlüpfen zu hindern. Es konnte statistisch kein Zusammenhang zwischen der Sedimentationsrate (Abb. 21) und dem Anteil voller Ehippien nachgewiesen werden. Allerdings muss man beachten, dass der grösste Anteil an Schwebstoffen im Sommer deponiert wird, und es ist davon auszugehen, dass dann die Schlüpfzeit der Daphnien schon vorbei ist.

Im Jahre 1999 konnte in 20 m Tiefe keine erhöhte Sedimentationsrate festgestellt werden (Abb. 21). Sie war sogar mit 1.9 mm ausserordentlich tief. Es ist zu beachten, dass sich die Schwebstoffe bei einem Hochwasser meist sehr tief einschichten (Teilprojekt A/C). Auch hat die Sedimentationsrate in dieser Tiefe in den letzten Jahrzehnten nicht zugenommen, im Gegenteil, statistisch kann man sogar anhand der Varvenvermessung einen leichten Rückgang seit den 70er Jahren beobachten.

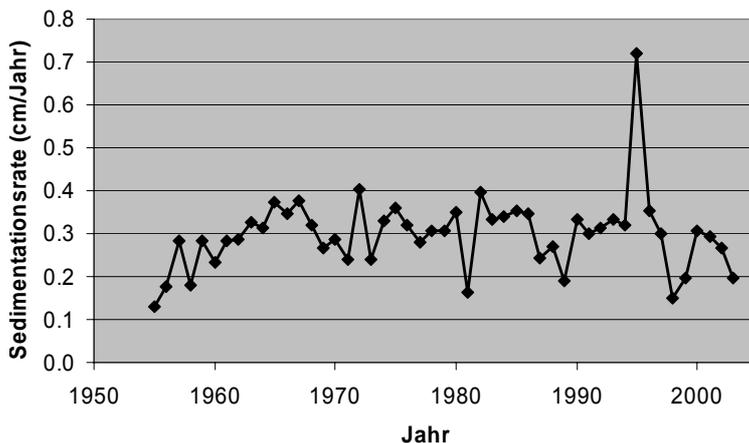


Abbildung 21:
Sedimentationsrate in der Bucht von Iseltwald (20 m Tiefe, Durchschnitt der beiden Kerne BR04-1A/1D).

Um unserer Sache ganz sicher zu sein, haben wir noch zusätzlich versucht, die vollen Ehippien aller Kerne im Labor zum Schlüpfen zu bringen. Tabelle 3 zeigt eine Übersicht über den Schlüpf-erfolg. Aus den wenigen vollen Ehippien aus den Iseltwald-Sedimentkernen, die wir dort finden konnten, scheinen grundsätzlich keine Daphnien schlüpfen zu können. Beim Kern BR04-27 hingegen schlüpfen einige juvenile Tiere, und dies aus ganz verschiedenen Schichten. Das älteste Dauerei, das erfolgreich war, stammte ungefähr aus dem Jahre 1963!

Kern	Schicht (cm)	geschätztes Alter	Anzahl voller Ehippien	Anzahl geschlüpfter Daphnien
BR04-1A	5.5 - 6.0	1987	1	keine
	9.0 - 9.5	1977	1	keine
	11.0 - 11.5	1971	1	keine
	13.0 - 13.5	1966	1	keine
	14.5 - 15.0	1961	2	keine
BR04-1D	0.0 - 0.5	2003	1	keine
	0.5 - 1.0	2002	1	keine
	5.5 - 6.0	1987	2	keine
BR04-27	0 - 1	2004	1	keine
	1 - 2	2004	1	keine
	2 - 3	2003	2	2
	3 - 4	2002	2	1
	5 - 6	2000	1	keine
	17 - 18	1990	1	keine
	20 - 21	1987	4	1
	21 - 22	1986	4	keine
	22 - 23	1985	6	1
	24 - 25	1983	3	keine
	27 - 28	1979	1	keine
	28 - 29	1978	11	keine
	29 - 30	1977	1	keine
	30 - 31	1976	3	keine
	31 - 32	1975	1	keine
	33 - 34	1973	6	keine
	38 - 39	1967	1	keine
	40 - 41	1965	1	keine
	41 - 42	1964	1	keine
42 - 43	1963	2	2	
45 - 46	1959	1	keine	

*Tabelle 3:
Übersicht über volle
Ehippien und deren
Schlüpferfolg im Labor.*

Aufgrund aller oben genannten Tatsachen konnten wir zeigen: Erstens reichen die in den seichten Stellen des Brienersees gemessenen Sedimentationsraten nicht aus, um die Dauereier um ihren Schlüpfstimulus in Form von Licht zu bringen. Zweitens war die Sedimentationsrate im Jahre 1999 tiefer als in einem durchschnittlichen Jahr. Drittens konnten wir Dauereier aus verschiedenen Zeitperioden zum Schlüpfen bringen. Ein Problem mit der sexuellen Reproduktion kann also grundsätzlich ausgeschlossen werden. Allerdings ist davon auszugehen, dass sich die Topographie des Brienersees nachteilig auf den Schlüpfserfolg von Dauereiern auswirkt, da seichte Stellen, wo Ehippien ihren Schlüpfstimulus erhalten können, rar sind. Die Fläche mit einer Wassertiefe von höchstens 20 m macht gerade mal 8.2% der Gesamtfläche des Sees aus.

3.5 Einfluss von Schwebstoffen auf die Fitness der Daphnien

Da Daphnien ihre Umgebung filtrieren und Partikel zwischen 0.5 und 40 µm aufnehmen, ist es möglich, dass Daphnien auch Schwebstoffe konsumieren. Verschiedene Felduntersuchungen haben gezeigt, dass es einen negativen Zusammenhang zwischen der Konzentration von Schwebstoffen und der Dichte von Daphnien oder anderen Cladoceren gibt (z. Bsp. HERZIG, 1974; HART, 1986; ZETTLER & CARTER, 1986; KOENINGS et al., 1990), in einigen Fällen fehlten die Cladoceren sogar ganz (ZUREK, 1980; KOENINGS et al., 1990). Allerdings gibt es kaum Studien, die sich dem Gletscherwasser angenommen haben (nur ZUREK, 1980; ZETTLER & CARTER, 1986; KOENINGS et al., 1990), meistens handelt es sich um tiefe Kleinseen oder Reservoirs, wo die Schwebstoffe von Wind und Wellen immer wieder aufgewirbelt werden.

In Versuchen konnte gezeigt werden, dass natürliche Konzentrationen von Schwebstoffen die Nahrungsaufnahme, die Fruchtbarkeit, das Überleben, die Fitness und die Populationswachstumsrate von Cladoceren senken kann (z. Bsp. ZUREK, 1982; ARRUDA et al., 1983; MCCABE & O'BRIEN, 1983; KIRK, 1992; BOZELLI, 1998). Dabei lag die Konzentration von Schwebstoffen, ab der ein negativer Einfluss beobachtet werden konnte, selten unter 50 mg/l. Der negative Effekt von Schwebstoffen wird primär durch eine Reduktion in der Aufnahme von Algen verursacht (KIRK, 1991) und hat selten einen direkten negativen Einfluss: Einerseits muss mehr gefiltert werden, um genügend organisches Material zu sammeln, als wenn keine anorganischen Schwebstoffe vorhanden sind. Die Aufenthaltszeit der brauchbaren Nahrung im Darm wird durch das Nachschieben von unbrauchbaren Partikeln verkürzt und damit die Energiegewinnung reduziert. Andererseits verwerfen Daphnien ihr Filtrat vermehrt, wenn Schwebstoffe vorhanden sind (KIRK, 1991). Zudem ist zu bedenken, dass Daphnien mit anorganischen Schwebstoffen ein höheres spezifisches Gewicht aufweisen und daher schneller sinken als normal. Sie benötigen daher mehr Energie, um auf gleicher Höhe zu bleiben (ZUREK, 1982). Es gibt aber auch positive Effekte von Schwebstoffen: In einigen Untersuchungen (z. Bsp. KIRK & GILBERT, 1990; HART, 1992) hatten kleine Mengen von Schwebstoffen einen positiven Einfluss auf verschiedene Fitnessparameter der Daphnien, vor allem in Kombination mit tiefen Algenkonzentrationen. Schwebstoffe reduzieren ausserdem die Sichtweite und damit den Frassdruck durch optisch jagende planktivore Fische (VINYARD & O'BRIEN, 1976; CARVALHO, 1984) wie die Felchen des Brienersees. Normalerweise sind Daphnien in trüben Seen grösser (MCCABE & O'BRIEN, 1983; ZETTLER & CARTER, 1986).

3.5.1 Fütterungsversuch

Während eines Hochwassers, wie z. Bsp. 1999 oder 2005, werden grosse Mengen an Schwebstoffen in den See eingetragen. Da das Hochwasser 1999 ausserdem in eine für die Daphnien nahrungssarme Zeit fiel, wurde die Hypothese aufgestellt, dass die Kombination von hoher Schwebstoffkonzentration und wenig Nahrung einen negativen Einfluss auf die Fitness der Daphnien hat. Um dies zu überprüfen, haben wir einen Fütterungsversuch durchgeführt, bei dem wir die Daphnien verschiedenen Kombinationen von Schwebstoff- und Algenkonzentrationen ausgesetzt haben.

Methoden

Für den Versuch wurden maximal 24 h alte Daphnien von dem Klon verwendet, der im Brienersee am häufigsten vorkommt. In einem Durchflussversuch (Abb. 22) bei 20°C haben wir diese Daphnien während sechs Tagen verschiedenen Kombinationen von Schwebstoff- und Algenkonzentrationen exponiert. Vier verschiedene Algenkonzentrationen wurden verwendet: 0.0, 0.1, 0.4 und 1.0 mg POC/l. Folgende fünf Schwebstoffkonzentrationen wurden ausgewählt: 0, 5, 10, 25 und 100 mg/l (Trockengewicht). Jede Kombination wurde dreimal repliziert, was in 60 experimentellen Einheiten resultierte. Pro experimentelle Einheit wurden fünf juvenile Daphnien verwendet.

ooo

Am Anfang des Versuchs wurden 40 zufällig ausgewählte Daphnien, am Ende des Versuchs alle überlebenden Daphnien fotografiert, gewogen und vermessen. Dabei wurden Mortalität, Länge (Auge bis Spinabasis), juvenile Wachstumsrate (tägliche Gewichtszunahme des Trockengewichts (LAMPERT & TRUBETSKOVA, 1996)) und Fekundität (Anzahl Eier oder Embryos) bestimmt.

Als Algen wurden *Scenedesmus obliquus* aus unserem Chemostaten verwendet. Für die Schwebstoffe wurde ein Kern aus der Bucht von Iseltwald verwendet, entnommen im März 2004 in 20 m Tiefe. Dabei wurde angenommen, dass Grösse und Art der Partikel identisch sind mit denjenigen im offenen Wasser. Das Sediment wurde autoklaviert, gefriergetrocknet, gesiebt und gewogen, bevor es mit gefiltertem Seewasser vermischt wurde.

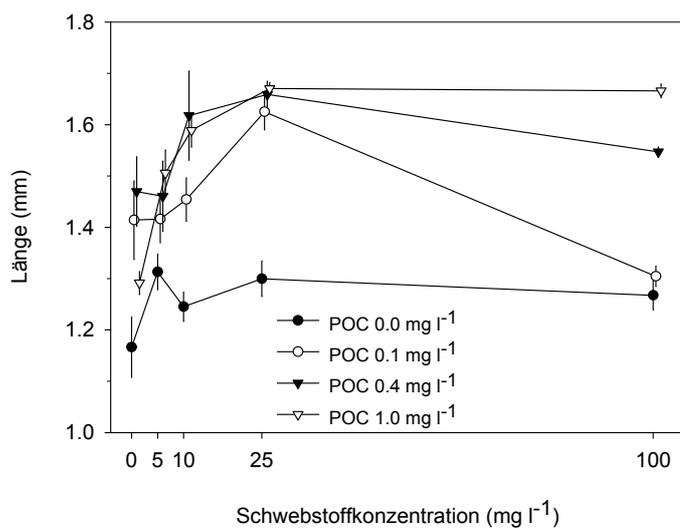


*Abbildung 22:
Durchflussversuch zur Bestimmung des Einflusses von Schwebstoffen auf die Fitness von Daphnien. Oben rechts: Medien mit verschiedenen Schwebstoffkonzentrationen. Ganz links: Medien mit verschiedenen Algenkonzentrationen. Oben Mitte: Durchfluspumpen. Unten: Experimentelle Einheiten (Foto: Christian Rellstab).*

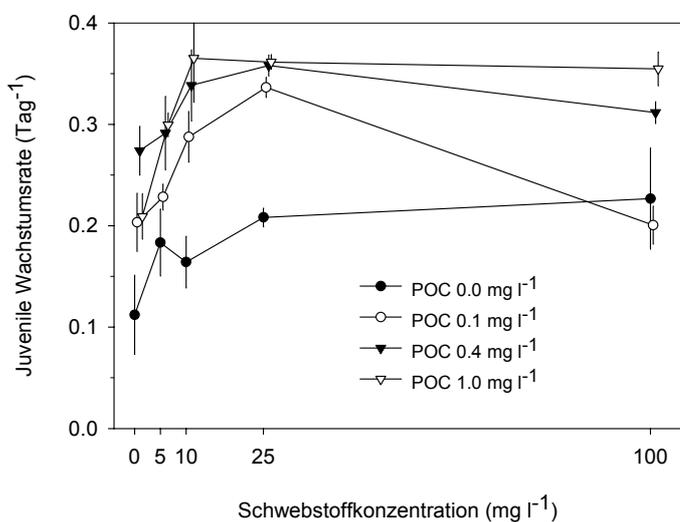
Resultate und Interpretation

Weder die Algen- noch die Schwebstoffkonzentration hatte einen signifikanten Einfluss auf die Mortalität der Daphnien. Die Mortalität zeigte kein einheitliches Muster und variierte stark. Die durchschnittliche Mortalität von 20% scheint die Standardmortalität unter den gegebenen Versuchsbedingungen zu sein.

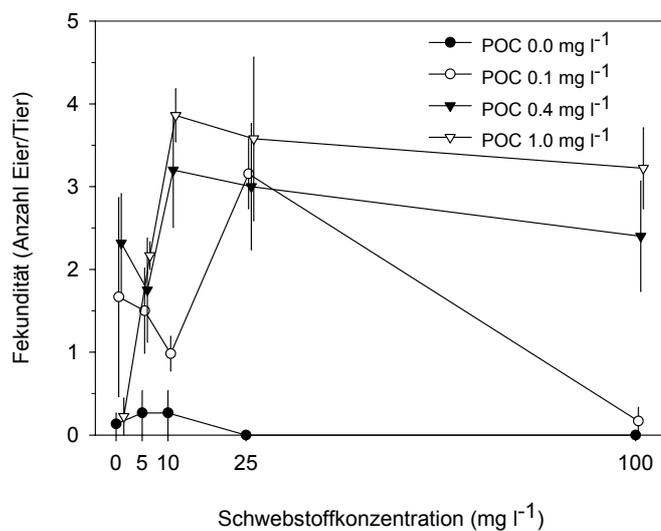
Die drei gemessenen Zielvariablen Länge, Wachstum und Fekundität zeigen alle die fast gleiche Reaktion bei verschiedenen Algen- und Schwebstoffkonzentrationen (Abb. 23). Die Algenmenge hatte einen signifikanten positiven Einfluss auf die gemessenen Zielvariablen, wobei aber zwischen 0.4 und 1.0 mg POC/l statistisch kein Unterschied gefunden werden konnte. Der Effekt der Schwebstoffe war nicht linear: Bei tiefen Schwebstoffkonzentrationen (0-10 mg/l) steigen Länge, Wachstum und Fekundität mit steigender Schwebstoffkonzentration, erreichen ihren Höchstwert normalerweise bei 25 mg/l und sinken danach wieder, wenigstens bei tiefen Algenkonzentrationen.



a) Länge



b) juvenile Wachstumsrate



c) Fekundität

Abbildung 23: Einfluss der Algen- (POC-) und Schwebstoffkonzentration auf verschiedene gemessene Parameter von juvenilen *Daphnia hyalina* nach 6 Tagen. Die Fehlerbalken zeigen den Standardfehler (modifiziert aus RELLSTAB & SPAAK, submitted).

Dass eine tiefe Konzentration von Schwebstoffen einen positiven Einfluss auf die Fitness der Daphnien haben kann, konnte schon früher gezeigt werden (z. Bsp. KIRK & GILBERT, 1990; HART, 1992). Es ist nicht wirklich klar, warum dies so ist, aber es gibt einige nicht getestete, plausible Erklärungen:

- 1) Die Daphnien ernähren sich von organischen Bestandteilen (aber nicht Algen) der Schwebstoffe (GLIWICZ, 1986). In unserem Fall enthielt das Sediment 1% organisches Material, von dem wir aber nicht wissen, wie viel davon verwertet werden kann.
- 2) Schwebstoffe können gelöste organische Kohlenstoffe (DOC) absorbieren, die dann für die Daphnien verfügbar sind (ARRUDA et al., 1983).
- 3) Verringerung der Geschwindigkeit, mit dem das Filtrat durch den Magen geht, was zu einer besseren Assimilationseffizienz führt (MAEDAMARTINEZ et al., 1995).
- 4) Mechanische Zerreißung der Algen durch die Partikel und damit eine bessere Verdaubarkeit, wie es bei vielen Vogelarten vorkommt (z. Bsp. GIONFRIDDO & BEST, 1996).

In unserem Fall könnte der organische Anteil einen Teil des positiven Effekts erklären, aber auch andere Erklärungen müssen in Betracht gezogen werden.

Die Schwebstoffe des Brienersees haben also nur einen negativen Einfluss auf die Daphnien, wenn ihre Konzentration 25 mg/l übersteigt und gleichzeitig kaum Nahrung vorhanden ist. Diese Schwebstoffkonzentration wurde im Brienersee noch nie gemessen, die höchste je gemessene Konzentration in der Seemitte war 24 mg/l im September 2005. Trotzdem, während Hochwasser oder starker Regenfälle könnten kurzzeitig und lokal höhere Konzentrationen auftreten, die bei monatlichen Messkampagnen verpasst werden könnten. Allerdings ist der Zeitpunkt, wann dies geschieht, von grosser Wichtigkeit: Im Frühling sind Wassertemperatur und Algenkonzentration tief, und ein Hochwasser bringt zum grossen Teil reines Schmelzwasser in den See. Im Sommer hingegen ist die Daphnienpopulation bereits etabliert, die Wassertemperatur und Algenkonzentration hoch und die Schwebstoffe enthalten möglicherweise einen hohen Anteil an verwertbarem organischen Material (siehe Abb. 10, September 2005). Die Trübung ist im Brienersee nicht über die ganze Tiefe verteilt, die Flüsse sichten sich in einer bestimmten Tiefe ein. Auch wenn in einer bestimmten Tiefenschicht Schwebstoffkonzentrationen von über 25 mg/l herrschen würden, könnten die Daphnien immer noch vertikal ausweichen.

Weiter ist zu erwähnen, dass sich die durchschnittlichen Schwebstoffgehalte im See (siehe Teilprojekt A/C) seit 1997 nicht verändert haben. Daher kann ein Zusammenhang mit dem allgemeinen Daphnienrückgang im Brienersee ausgeschlossen werden. Im Jahre 1999 war zwar die Konzentration an Schwebstoffen im See von April bis August überdurchschnittlich lange hoch, erreichte jedoch keine Werte, die für die Daphnien schädlich sind.

Für zusätzliche Details verweisen wir auf die bei Hydrobiologia eingereichten Publikation (RELLSTAB & SPAAK, submitted).

3.5.2 Meiden Daphnien trübe Schichten?

Durch ihre Fähigkeit, vertikal zu wandern (siehe Kapitel 1.4), können Daphnien prinzipiell negativen Fitnessfaktoren aus dem Weg gehen. Da aber etliche Faktoren gleichzeitig wirken, ist die Interpretation der vertikalen Wanderung nicht immer einfach. Frassdruck, Temperatur, Nahrungsmenge und Schwebstoffkonzentrationen variieren mit der Tiefe und die Daphnien werden grundsätzlich versuchen, daraus das Optimum zu holen. Zu beachten ist, dass einige Faktoren miteinander verbunden sind (z. Bsp. braucht eine Daphnie bei tiefen Temperaturen auch

weniger Energie für ihren Metabolismus) und Kompromisse eingegangen werden müssen. Zum Beispiel könnten sie auf eine gute Nahrungssituation verzichten, um nicht von den Fischen gefressen zu werden. Für Details verweisen wir hier auf die Literatur, die sich diesem Phänomen mit grossem Interesse angenommen hat (LAMPERT, 1989; DE MEESTER et al., 1999).

Obwohl wir in Kapitel 3.5.1 nachweisen konnten, dass die im Brienersee auftretenden Schwebstoffkonzentrationen keinen negativen Einfluss auf die Fitness der Daphnien haben, haben wir uns auch damit beschäftigt, ob die Schwebstoffe einen Einfluss auf die Vertikalwanderung der Daphnien haben. Dazu haben wir im Jahre 2004 zweimal eine 24 h Probenahme durchgeführt (in Zusammenarbeit mit David Finger, Projektteil A/C). Während 24 h haben wir das Zooplankton in verschiedenen Tiefenstufen beprobt und gleichzeitig andere biotische (Chlorophyll) und abiotische Faktoren (Temperatur, Transmission) gemessen.

Methode

Am 14./15. Juli 2004 und 12./13. Oktober 2004 wurden während 24 h alle zwei Stunden Zooplanktonproben, Chlorophyll- und CTD-Messungen durchgeführt. Das Zooplankton wurde dabei mit einem 95 µm Zwillingsnetz mit Schliessmechanismus in 5 m Tiefenstufen beprobt (0-60 m), in Formalin konserviert und später im Labor ausgezählt. Eine spätere Überprüfung des Tiefenmessers der Winde ergab, dass die tatsächliche beprobten Tiefen überschätzt worden waren. Die Tiefenangaben wurden dementsprechend korrigiert (93% des abgelesenen Wertes). Chlorophyllmessungen erfolgten mit einem Fluorometer (Minitracka, *in-situ* miniature fluorimeter, Chelsea Instruments Ltd), kalibriert durch die Bestimmung des Chlorophyllgehalts (mittels HPLC) von gleichzeitig genommenen Wasserproben. Mit der CTD-Sonde wurden gleichzeitig Transmission und Temperatur gemessen. Aus der Transmission wurde der Schwebstoffgehalt des Wassers bestimmt, kalibriert durch Wasserproben (Filtern mit 0.45 µm und Bestimmung des Trockengewichts des Filtrats).

Resultate und Interpretation

Die Algenkonzentration, gemessen als Chlorophyll a, war sowohl im Juli 2004 (Höchstwerte 0.9 µg/l) wie auch im Oktober 2004 (Höchstwerte 1.4 µg/l) grundsätzlich im Tiefenbereich von 5-10 m am höchsten (Abb. 24/25). Währenddem im Oktober die Algenkonzentration im Tagesverlauf keine Variation zeigte, verschoben sich im Juli 2004 die Höchstwerte des Chlorophylls in der Nacht an die Oberfläche. Es muss bezweifelt werden, dass es sich hier um eine echte Wanderung des Phytoplanktons handelt. Da mit einem Fluorometer nicht direkt die Chlorophyllkonzentration, sondern eigentlich die versteckte Photosynthesekapazität gemessen wird, kann der Effekt auch künstlich sein, da die Algen während des Tages an der Oberfläche bezüglich Photosynthese fast voll ausgelastet sind und somit keine erhöhten Messwerte zeigen. Eine andere Möglichkeit wäre die Hemmung der Photosynthese durch UV-Strahlung des Tageslichts im Sommer. Wie auch immer, weit wichtiger ist die Tatsache, dass es ab einer gewissen Tiefe fast kein Futter mehr für die Daphnien gibt. Im Juli lag diese Grenze bei 15 m, im Oktober bei 13 m. Die euphotische Tiefe (interpoliert anhand der Resultate von Teilprojekt C), also die Tiefe, wo noch 1% des Oberflächenlichts nachgewiesen werden kann, lag während den Probenahmen bei ungefähr 11 m (Juli 2004) bzw. 14 m (Oktober 2004).

ooo

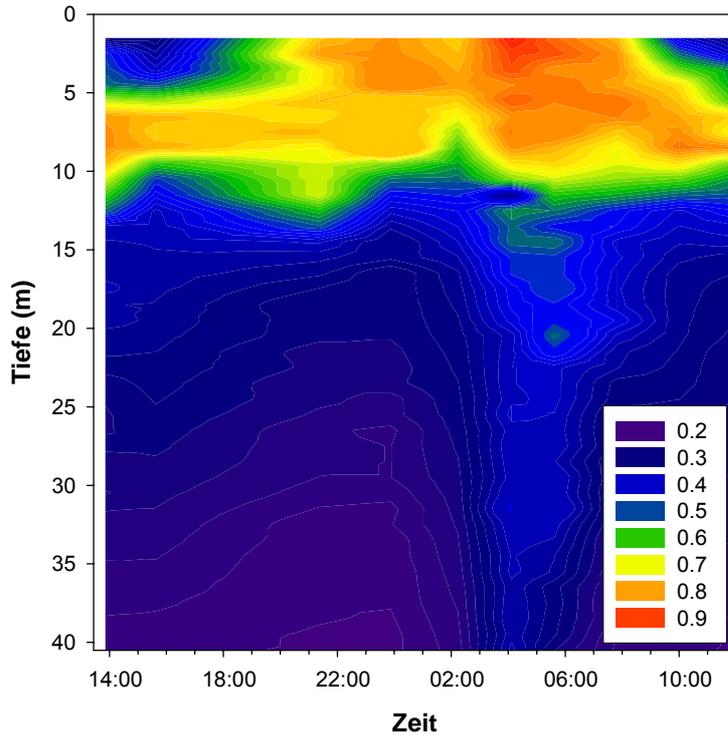


Abbildung 24:
Chlorophyll-Gehalt ($\mu\text{g/l}$) des
Brienzersees am 14./15. Juli
2004 in verschiedenen Tiefen.
Der oberste Meter wurde nicht
beprobt.

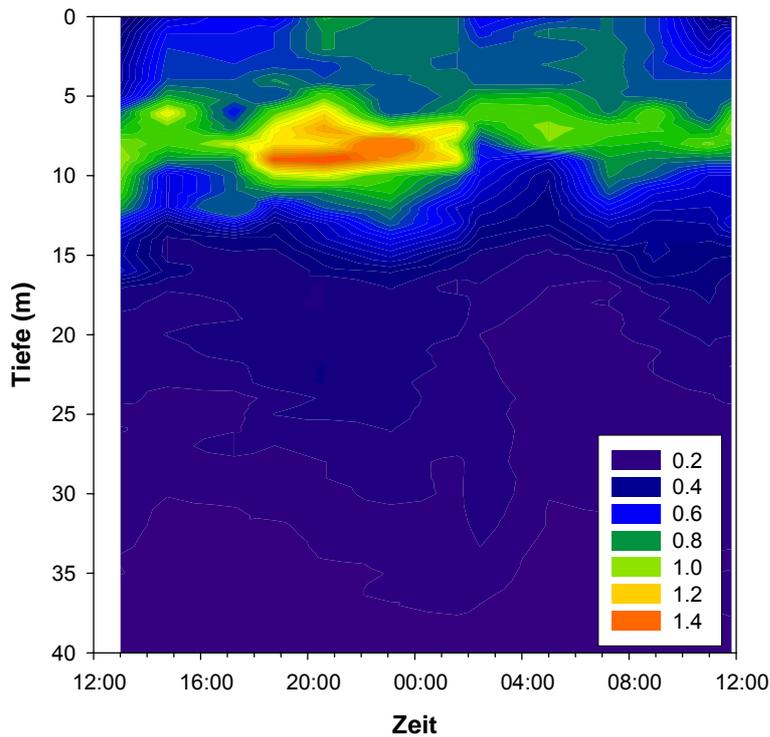


Abbildung 25:
Chlorophyll-Gehalt ($\mu\text{g/l}$) des
Brienzersees am 12./13. Ok-
tober 2004 in verschiedenen
Tiefen.

Der Schwebstoffgehalt des Sees war sowohl im Juli 2004 (max. 6 mg/l) wie auch im Oktober 2004 (max. 5 mg/l) nicht besonders hoch (siehe Abb. 26/27). In der Juli-Probenahme konnte dabei ein deutliches Trübemaximum in einer Tiefe von 20 m festgestellt werden. In der Oktober-Probenahme sind die maximalen Schwebstoffkonzentrationen ziemlich gleichmässig in einer Tiefe von 10-20 m verteilt. Die Tiefenverteilung der Schwebstoffe zeigte dabei während beiden Probenahmen keine signifikanten Schwankungen im Tagesverlauf.

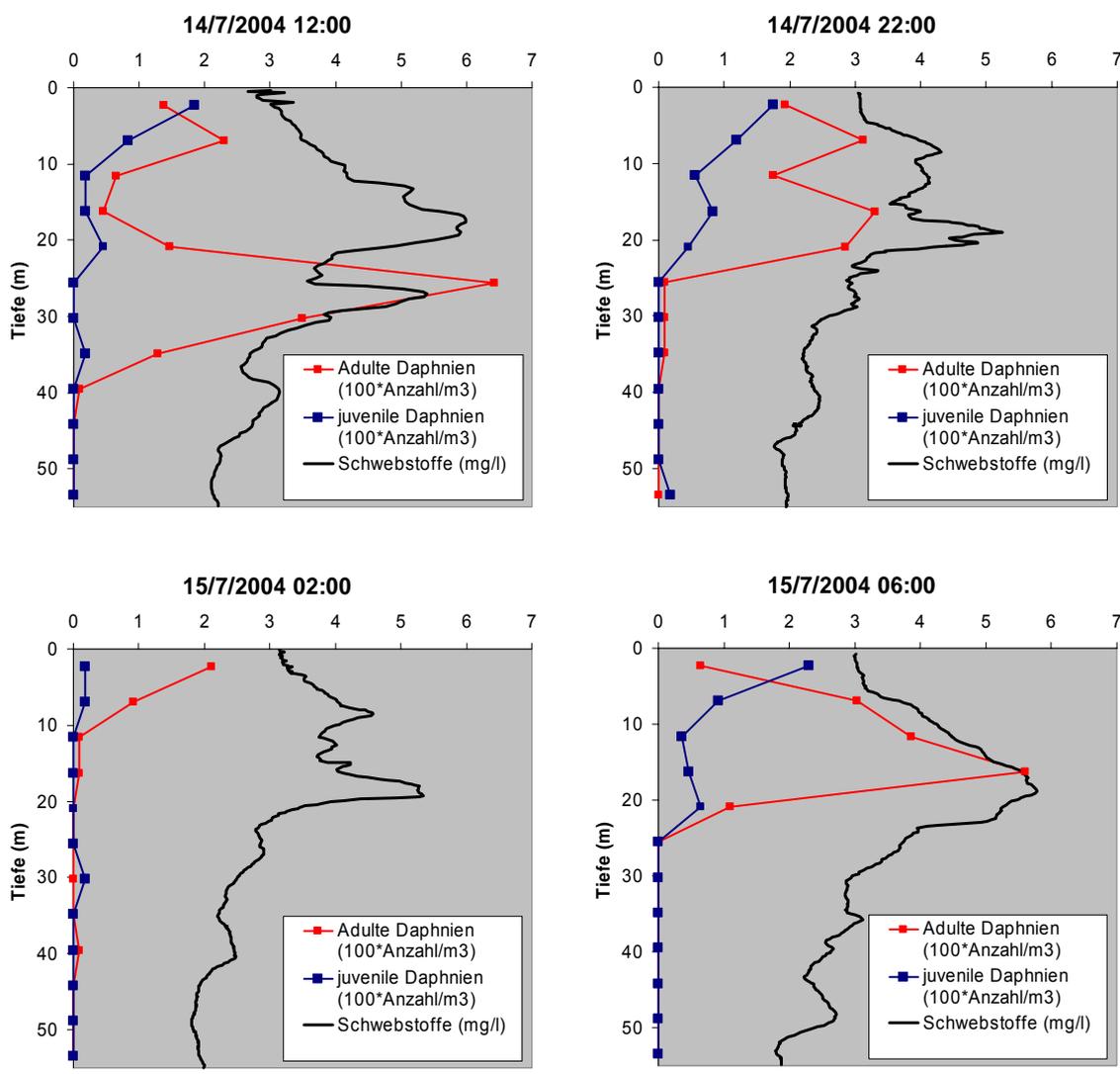


Abbildung 26: Vertikale Verteilung von Schwebstoffen und Daphnien am 14./15. Juli 2004.

Die juvenilen Daphnien des Brienersees führen keine vertikale Wanderung durch und halten sich zum grössten Teil an der Oberfläche auf. Die adulten Weibchen hingegen zeigen eine starke Wanderungsaktivität, wobei auch hier etwa ein Drittel der Individuen während des Tages nicht in die dunkle Tiefe wandert (Abb. 26/27). Die Wanderung ist sehr koordiniert und beginnt genau vor dem Sonnenaufgang bzw. -untergang. Die wandernden Weibchen erreichten dabei eine mittlere Tiefe von 26 m (Juli) bzw. 30 m (Oktober). Dieser Unterschied ist wohl auf die unterschiedliche euphotische Tiefe zurückzuführen. Sie hielten sich also während des Tages ganz klar unter der Schicht mit maximaler Trübung auf. Da unser Fütterungsexperiment gezeigt hat, dass die während der 24 h Probenahmen vorhandenen Schwebstoffkonzentrationen der Fitness der Daphnien nicht schaden und da sich die Daphnien auch nicht in der Tiefe mit höchster Trübe aufhalten (z. Bsp. um sich von den Fischen zu verstecken oder von den Schwebstoffen zu ernähren), schliessen wir daraus, dass die Schwebstoffkonzentration normalerweise keinen direkten Einfluss auf die vertikale Wanderung hat. Die Lichtverhältnisse (und damit der Frassdruck) und eventuell die Temperatur (Energie sparen) scheinen hier die wichtigen Faktoren für die Wahl der Wandertiefe zu sein.

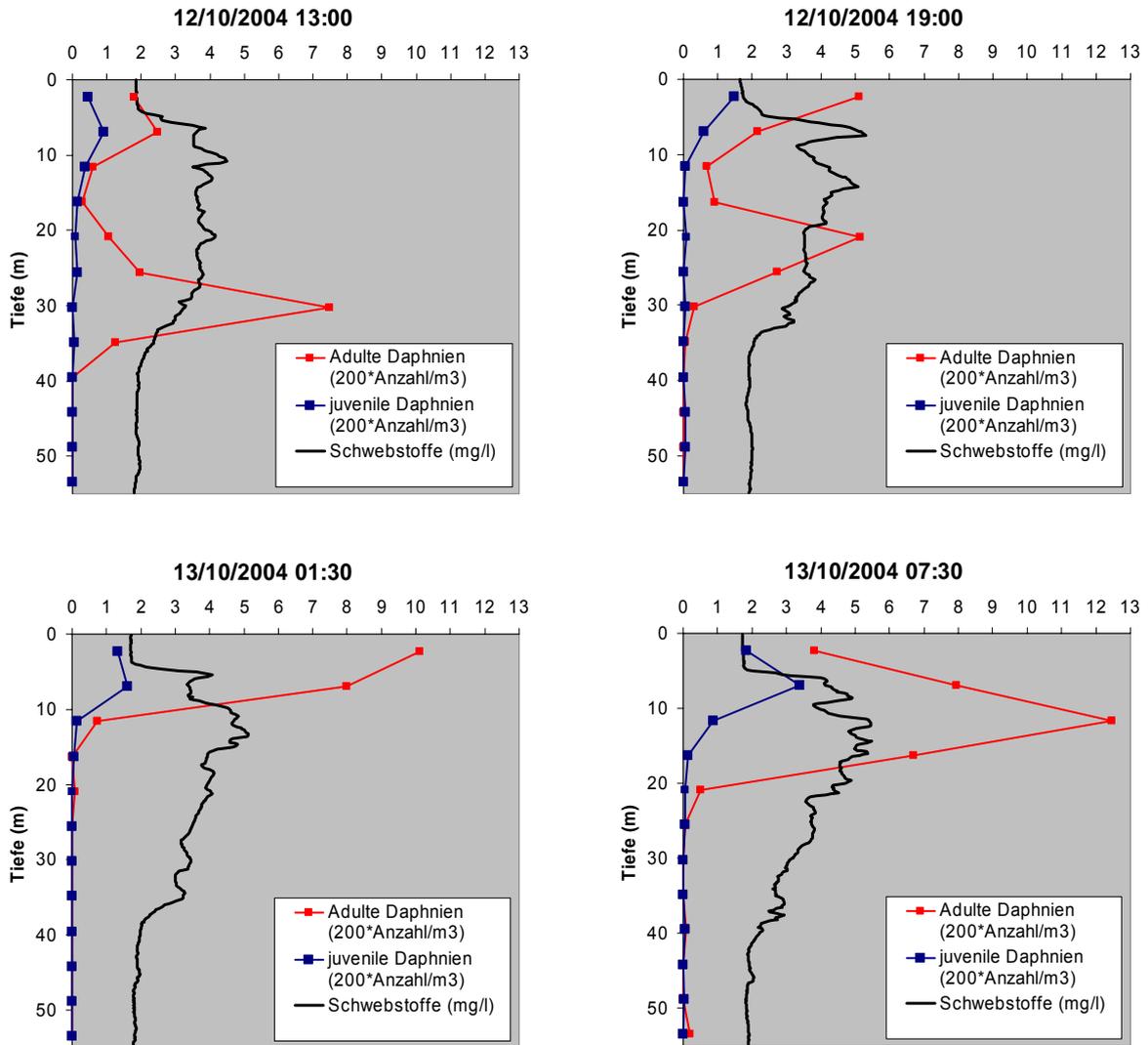


Abbildung 27: Vertikale Verteilung von Schwebstoffen und Daphnien am 13./14. Oktober 2004.

3.6 Modelliertes Populationswachstum im Jahre 1999

3.6.1 Ausschwemmungshypothese

Da das GBL im Jahre 1999 von März bis August keine Daphnien mehr finden konnte und die Bedingungen im See in diesem Jahr durch das Hochwasser sehr speziell waren, versuchen wir in diesem Kapitel, das Populationswachstum zu simulieren und so nach möglichen Erklärungen zu suchen, warum die Population im Jahre 1999 erst sehr spät wachsen konnte. Dabei setzen wir die Schwerpunkte auf den erhöhten Abfluss und die tiefere Wassertemperatur (im Vergleich zu anderen Jahren).

Wie in der Einführung erwähnt, können Daphnien ihre horizontale Position im See kaum beeinflussen. Sie sind v.a. passiven Bewegungen durch Strömungen ausgesetzt. Es ist daher durchaus denkbar, dass Daphnien bei einem Hochwasser durch den erhöhten Abfluss aus dem See geschwemmt oder zumindest Richtung Seeausfluss verdriftet werden könnten. In der Literatur findet man hierzu fast keine Beispiele (aber häufige Andeutungen als möglicher Faktor für Veränderungen in der Dichte von Daphnien). In einer Studie in Texas konnte die Abflussmenge statistisch gesehen 35% der Variation der Zooplanktondichte erklären (DIRNBERGER & THRELKELD, 1986). In einem Reservoir in Tschechien (SEDA & MACHACEK, 1998) konnte eine klare Korrelation der Zooplanktondichte mit den Abflussmengen in Zeiten von kleinem Populationswachstum (Winter) nachgewiesen werden. Während der Beobachtungszeit kam es zu einem grossen Hochwasser, das innerhalb einer Woche das gesamte Wasser des Reservoirs erneuerte. Dabei brach die Zooplanktondichte im oberen Teil des Reservoirs ein, die Tiere konnten aber am Ende des Reservoirs nachgewiesen werden. Die Zooplanktonpopulation erholte sich in diesem nährstoffreichen See rasch und besiedelte wieder den oberen Teil des Sees, allerdings brauchten die Daphnien dazu von allen Zooplanktonarten am längsten, was die Autoren mit der beschränkten Schwimmfähigkeit dieser Organismen begründen.

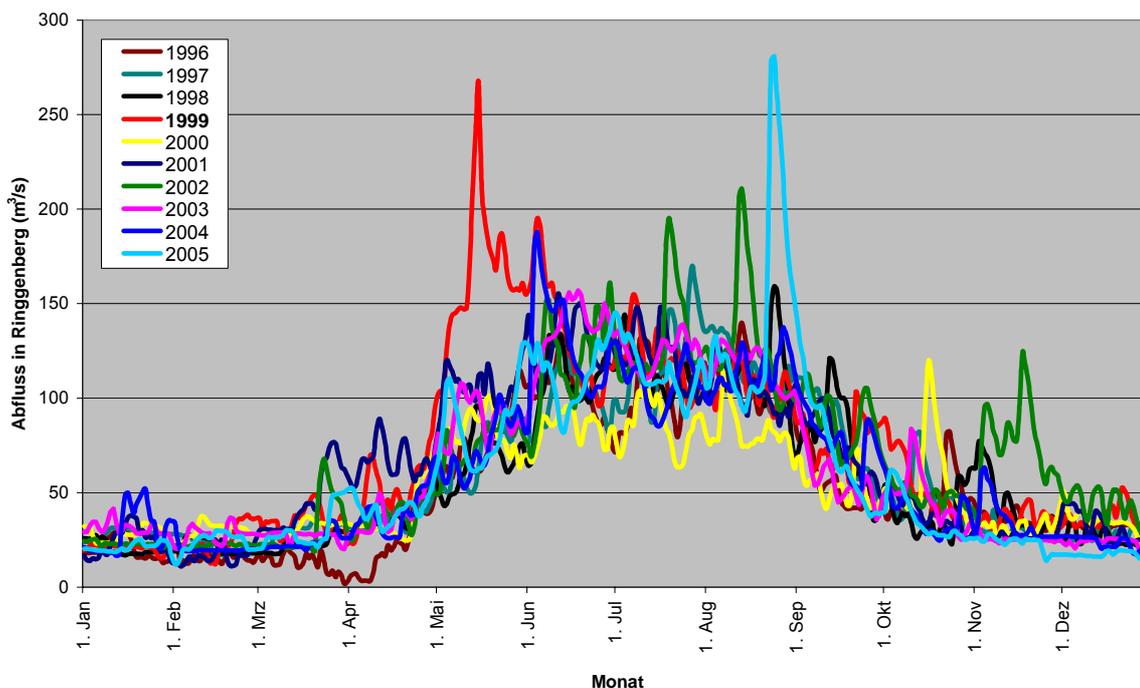


Abbildung 28: Abfluss bei Ringgenberg von 1996 bis 2005. Die rote Linie zeigt das Hochwasserjahr 1999. Daten: BWG.

Im Jahre 1999 fand während mehr als 6 Wochen ein erhöhter Abfluss statt (bis zu dreimal mehr als zum gleichen Zeitpunkt in einem durchschnittlichen Jahr, siehe Abb. 28). Dieses Hochwasser fiel genau in den Zeitabschnitt, während dem sich die Daphnienpopulation normalerweise zu etablieren beginnt. Daher lautet die Hypothese dieses Kapitels, dass die Daphnienpopulation den durch den starken Abfluss erlittenen Verlust nicht durch ihr Populationswachstum kompensieren konnte. Zusammen mit der zu erwartenden, tieferen Wassertemperatur bei verkürzter Aufenthaltszeit des Wassers könnte das Populationswachstum stagnieren oder sogar negativ sein. Um der Hypothese auf die Spur zu gehen, haben wir in den folgenden Kapiteln das Populationswachstum der Brienersee-Daphnien genauer unter die Lupe genommen. Es ist wichtig zu erwähnen, dass hier den absoluten Daphniendichten nicht zuviel Gewicht beigemessen werden sollte, da sehr viele Faktoren unbekannt sind. Es geht darum aufzuzeigen, ob es wahrscheinlich ist, dass die Daphnienpopulation durch das Hochwasser stark verdünnt wurde.

3.6.2 Bestimmung von Netto-Frühlings-Populationswachstumsraten

Jeden Frühling, wenn die Population dank mehr Futter und höheren Temperaturen zu wachsen beginnt, hat dieses Wachstum über mehrere Monate gesehen eine exponentielle Form:

$$C_t = C_0 \cdot e^{rt} \quad (1)$$

Wobei C_t = Dichte der Daphnien am Tag t ; t = Tag im Jahr; C_0 = hypothetische Dichte zu Beginn des Jahres; r = Nettopopulationswachstumsrate.

Die Nettopopulationswachstumsrate r bezeichnet dabei die tägliche Abnahme oder Zunahme der Populationsdichte. In Wirklichkeit ist r die Differenz von Geburtsrate (b) und Todesrate (d):

$$r = b - d \quad (2)$$

Diese Wachstumsrate wurde für alle Jahre ausser 1999 mittels exponentieller Regression berechnet. Berücksichtigt wurde dabei natürlich nur die Zeitperiode, in der das Wachstum exponentiell war. Hier einige Beispiele zur Illustration:

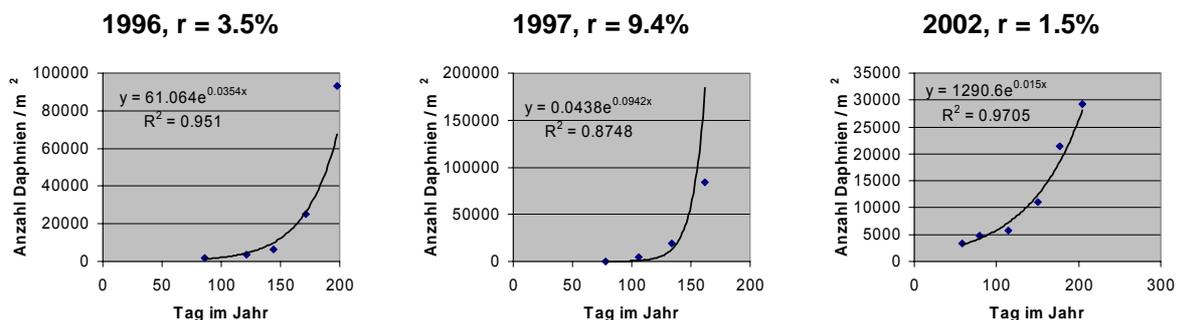


Abbildung 29: Beispiele von Frühlings-Wachstumskurven der Brienersee-Daphnienpopulation.

Zusammengefasst die Frühlings-Nettopopulationswachstumsraten von 1986-1987, 1994-1998 und 2000-2005 (Tabelle 4):

Jahr	r	C ₀	Monate	R ²
1986	0.068	1.2	4-6	0.83
1987	0.032	34.8	3-7	0.93*
1994	0.032	46.1	2-6	0.61*
1995	0.020	1669.1	2-6	0.74
1996	0.035	61.1	3-7	0.95**
1997	0.094	0.04	3-6	0.87
1998	0.031	322.6	2-6	0.94**
2000	0.042	6.5	2-7	0.91**
2001	0.015	1290.6	2-7	0.97***
2002	0.041	1.9	4-9	0.97***
2003	0.045	4.6	3-7	0.97**
2004	0.040	3.3	5-8	0.94*
2005	0.048	3.1	4-7	0.78

Tabelle 4: Frühlings-Nettopopulationswachstumsraten der Daphnien im Brienersee von 1986-1987, 1994-1998 und 2000-2005. Basisdaten: GBL.

*r = Nettopopulationswachstumsrate;
C₀ = hypothetische Dichte zu Beginn des Jahres;
Monate = in der Regression berücksichtigte Monate.
R² = Bestimmtheitsmass der exponentiellen Regression.*

Sterne zeigen signifikante exponentielle Regressionen (< 0.05, ** < 0.01, *** < 0.001).*

Die durchschnittlichen Wachstumsraten gleichen sich erstaunlicherweise Jahr für Jahr. Im Schnitt scheint eine Wachstumsrate von 4% pro Tag normal zu sein, kann aber von 1.5% bis 9.5% variieren. Ein jährlicher Trend ist nicht zu erkennen.

3.6.3 Reduktion der Geburtsrate b durch die tiefere Wassertemperatur

Die Geburtsrate b ist stark von der Temperatur abhängig. Die am meisten verbreitete Methode zur Berechnung von Geburtsraten beim Zooplankton ist die sogenannte „Egg ratio method“ (PALOHEIMO, 1974):

$$b = \frac{\ln(E + 1)}{D} \tag{3}$$

wobei b = Geburtsrate; E = Durchschnittliche Anzahl Eier aller Weibchen (inkl. juvenile) am Probenahmetag; D = Eientwicklungszeit (Generationszeit).

Die Eientwicklungszeit D ist temperaturabhängig und beträgt für kleinere Daphnienarten bei der Wassertemperatur T (SAUNDERS et al., 1999):

$$D = \frac{1}{0.00038T^2 + 0.013T - 0.0040} \tag{4}$$

Doch wie verhielt sich die Temperatur im Jahre 1999? Abb. 30 zeigt den Vergleich zwischen den Wassertemperaturen von 1999 und dem Durchschnitt aller anderen Jahre von 0-10 m Tiefe. Im Jahre 1999 war es von Januar bis August deutlich kälter, genau zu der Zeit, in der das GBL keine Daphnien finden konnte. Der Unterschied beträgt bis zu 2.6°C und im Schnitt über 1°C. Es ist anzunehmen, dass dies auf den kalten und schneereichen Winter und die kurze Aufenthaltszeit des Wassers im Mai und Juni zurückzuführen ist. Daher ist sicher, dass das Populationswachstum im Jahre 1999 gebremst wurde. Aus den Gleichungen (3) und (4) haben wir einen Faktor berechnet (b_R), um den Einfluss der Temperatur auf die Geburtsrate in unserem Modell zu quantifizieren.

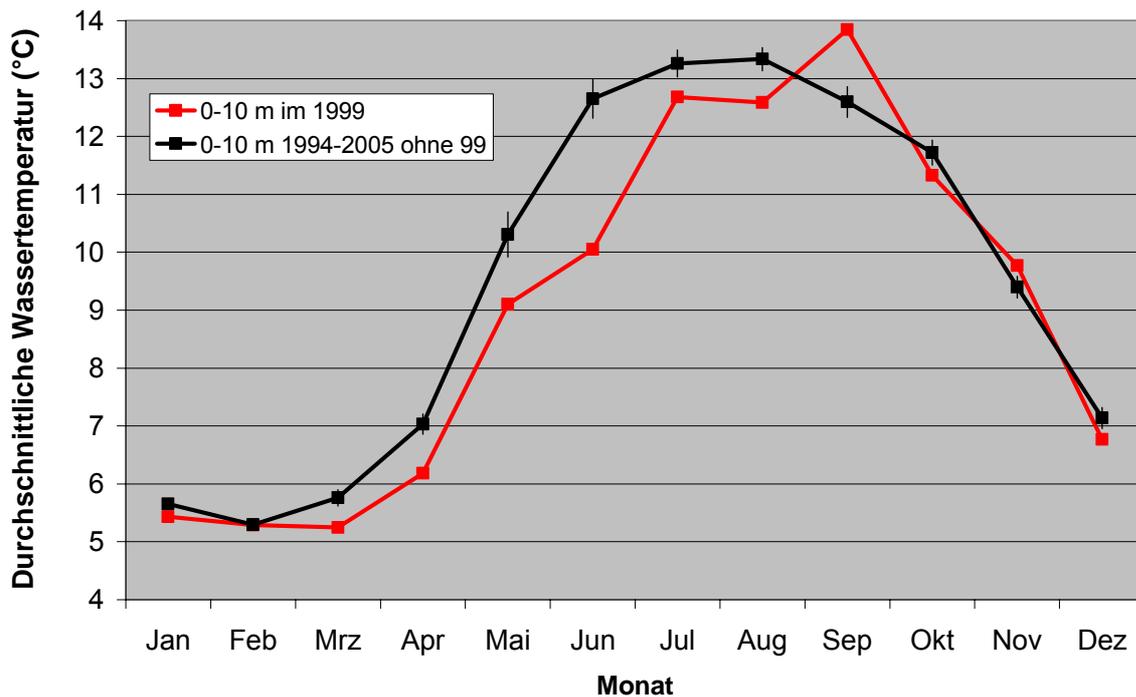


Abbildung 30: Vergleich der durchschnittlichen Wassertemperaturen von 1999 (rot) und 1994-2005 ohne 1999 (schwarz) in einer Tiefe von 0-10 m. Fehlerbalken: Standardfehler. Daten: GBL.

3.6.4 Erhöhung der Todesrate d durch den erhöhten Abfluss

Die Todesrate setzt sich zusammen aus folgenden 3 Faktoren:

$$d = d_P + d_N + d_A \quad (5)$$

wobei d_P = Frassverlust durch die Fische und Invertebraten, d_N = natürlicher Tod und d_A = Verlust durch Abfluss. Der Frassdruck wird im Detail im Teilprojekt E behandelt, der natürliche Tod ist nicht zu quantifizieren. Für die vorliegende Modellierung wurden diese beiden Todesraten als konstant angenommen.

Wir gehen davon aus, dass die Schwimmfähigkeit der Daphnien nicht reicht, um die Strömung zu überwinden, ausserdem fehlt ihnen ein Sensorium, um sich zu orientieren. Der Abfluss wurde folgendermassen berechnet: Es wurde vereinfacht angenommen, dass nur die obersten 10 m des Sees abfliessen und sich die Daphnien nur in diesem Bereich aufhalten. Ein Vergleich der Temperaturdaten von Abfluss und See zeigt, dass dies realistisch ist. Das Volumen der obersten 10 m beträgt $28'8380'000 \text{ m}^3$ und damit 5.65% des gesamten Seevolumens.

Wir haben die vertikale Wanderung aus folgenden Gründen ausgeschlossen: 1) Juvenile Daphnien wandern nicht (siehe Kapitel 3.5.2). 2) Nicht alle adulten Daphnien wandern (siehe Kapitel 3.5.2). 3) Wir konnten im Mai und Juni 2005 bei adulten Daphnien keine vertikale Wanderung nachweisen (Daphnien wandern normalerweise nur ab einem gewissen Frassdruck durch Fische). 4) Wir wissen nicht, wie sich Daphnien verhalten, die sich bei abnehmender Tiefe dem Abfluss nähern.

Die Abflussrate (d_A) beträgt demnach:

$$d_A = \frac{Q}{V} \tag{6}$$

wobei Q = Abflussvolumen (pro Zeiteinheit) aus dem See und V = Volumen des Teils des Sees, der abfließt.

Unsere oben definierte Wachstumsrate r beinhaltet natürlich schon den Verlust durch Abfluss in einem normalen Jahr. Daher dürfen wir, wenn wir das Jahr 1999 simulieren wollen, nur den erhöhten Abfluss ($d_{A\text{ diff}}$) zu einem normalen Jahr verwenden.

$$d_{A\text{ diff}} = \frac{Q_{1999} - Q_{\text{Durchschnitt}}}{V} \tag{7}$$

Dabei haben wir vereinfacht den Abfluss des Jahres 1999 ($d_{A\ 1999}$) mit einem durchschnittlichen Jahr ($d_{A\ \text{Durchschnitt}}$, ohne 1999) von 1996-2005 verglichen. Abb. 31 zeigt, dass im Jahre 1999 extreme Abflussverhältnisse gewirkt haben: An gewissen Tagen wurde bis zu 8% des Wasservolumens der obersten 10 m ausgetauscht. Normalerweise beträgt die Abflussrate zu dieser Jahreszeit zwischen 2 und 4%.

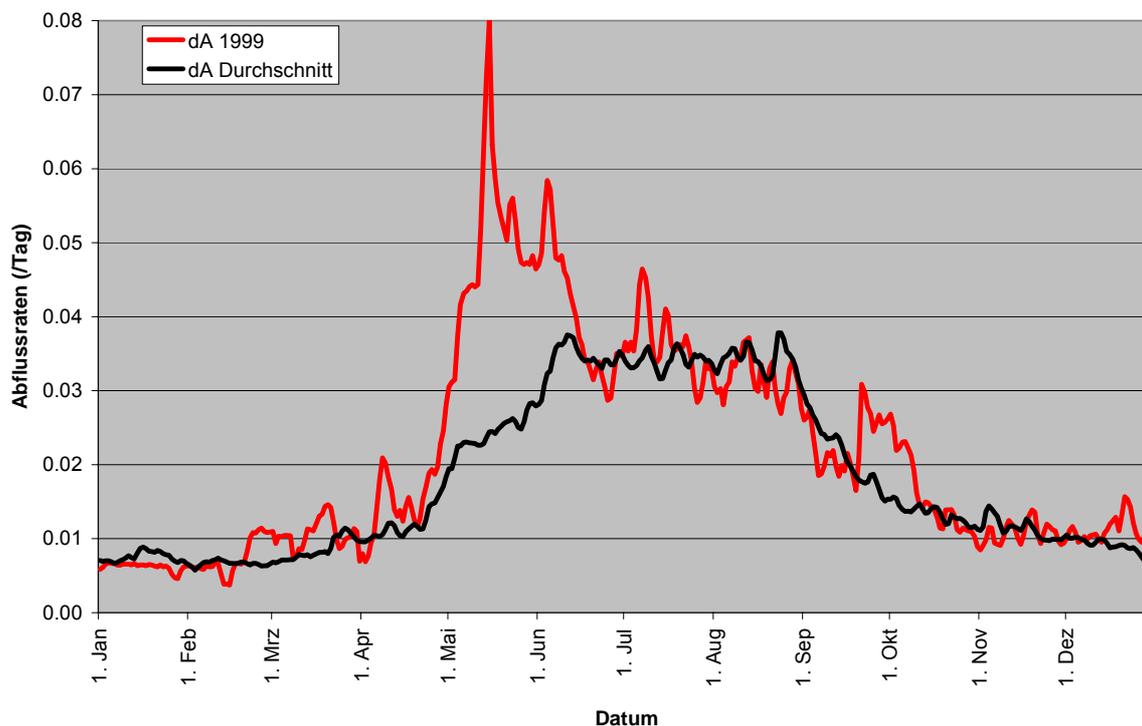


Abbildung 31: Abflussraten der obersten 10 m im Brienzensee: Schwarz: durchschnittliches Jahr ohne 1999. Rot: Hochwasserjahr 1999. Basisdaten: BWG.

3.6.5 Modellierung des Populationswachstums von 1999

Um das Populationswachstum für den Frühling 1999 zu simulieren, haben wir also Gleichung (1) mit den zwei zusätzlichen, oben beschriebenen Variablen vervollständigt:

$$C_{t+1} = C_t \cdot e^{(b_R \cdot r - d_{A \text{ diff}})} \quad (8)$$

Wobei C_{t+1} die Dichte der Daphnien einen Tag nach C_t darstellt.

Abbildung 32 zeigt die für die Modellierung verwendeten Werte von b_R und $d_{A \text{ diff}}$. Im Gegensatz zu r , wo ein durchschnittlicher Wert über die ganze Wachstumsperiode angenommen wird, basieren b_R und $d_{A \text{ diff}}$ auf täglich Werten, wobei bei b_R zwischen den monatlich gemessenen Werten interpoliert wurde.

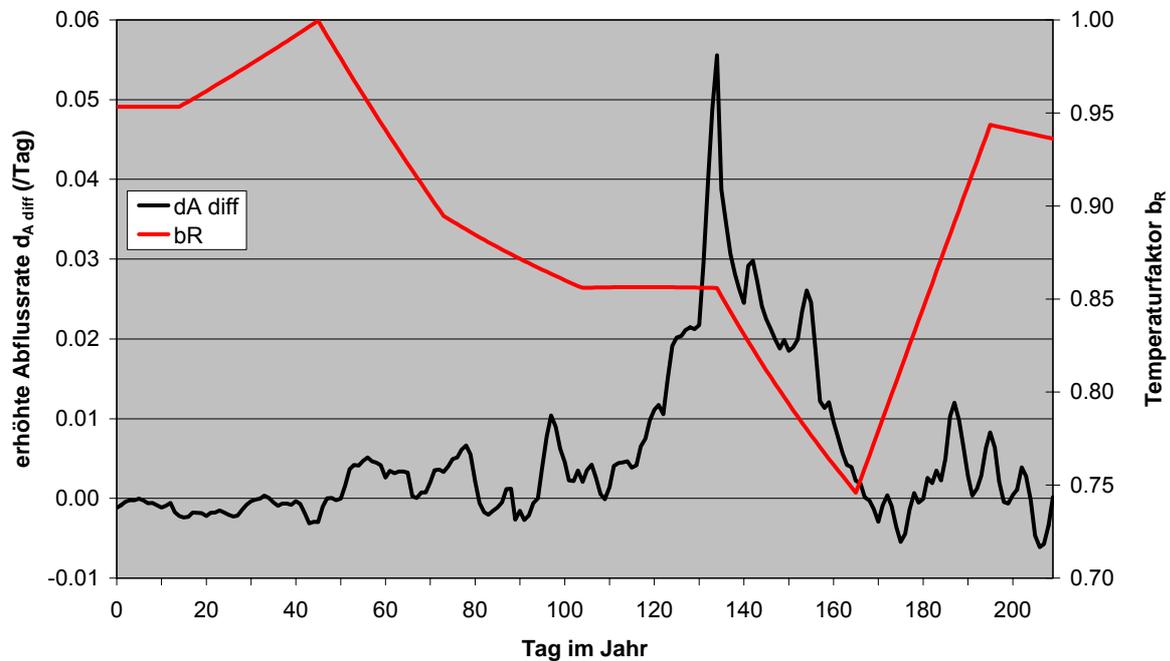
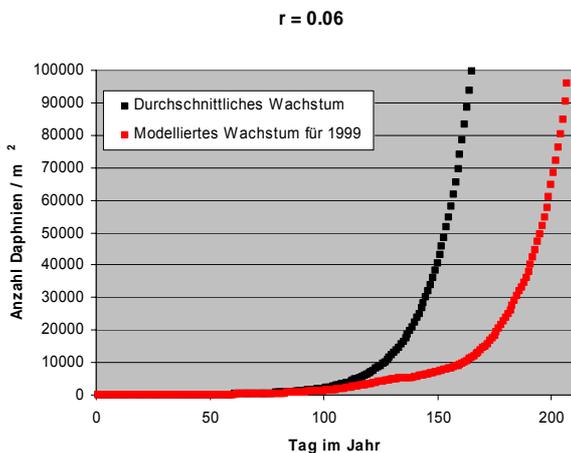


Abbildung 32: Werte von b_R (rot, Temperaturfaktor, Reduktion der Geburtsrate) und $d_{A \text{ diff}}$ (schwarz, erhöhte Abflussrate), die für die Modellierung verwendet wurden. Für Details siehe Text.

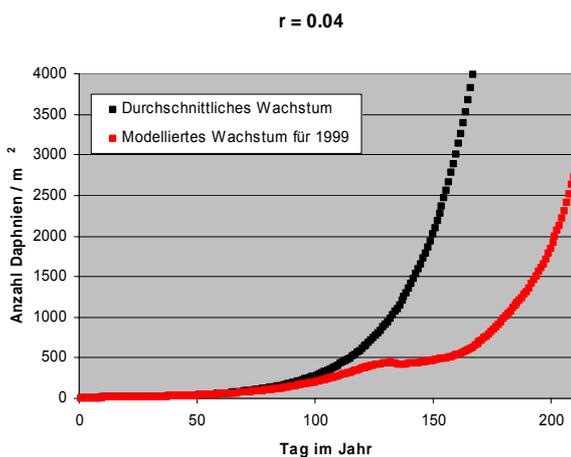
Die hypothetische Startdichte C_0 wurde als 5 angenommen, ein tiefer, aber realistischer Wert gemäss Tabelle 4. Drei verschiedene Populationswachstumsraten r wurden simuliert: hoch (6%), durchschnittlich (4%) und tief (2%). Für das Wachstum bedeutet das: Ist $d_{A \text{ diff}}$ negativ, wächst die Population schneller als üblich. Ist $d_{A \text{ diff}}$ positiv, aber kleiner als $b_R \cdot r$, wird das Populationswachstum gehemmt. Ist $d_{A \text{ diff}}$ grösser als $b_R \cdot r$, wird mehr ausgeschwemmt als produziert und die Populationsgrösse verringert sich.

Abb. 33 zeigt die Resultate der Modellierung (Achtung, verschiedene Skalen bei der Y-Achse): Bei einer Wachstumsrate von 6% wird das Wachstum nur leicht verlangsamt, wenn man die Bedingungen von 1999 anwendet. Nur an einem einzigen Tag ist das Wachstum negativ. Bei der Annahme von einer durchschnittlichen Wachstumsrate (4%) ist der Effekt viel ausgeprägter: Während 5 Tagen ist das Wachstum negativ und braucht 8 zusätzliche Tage, um die vorherige Populationsdichte wieder zu erreichen. Bei der Annahme mit dem tiefsten Populationswachstum (2%)

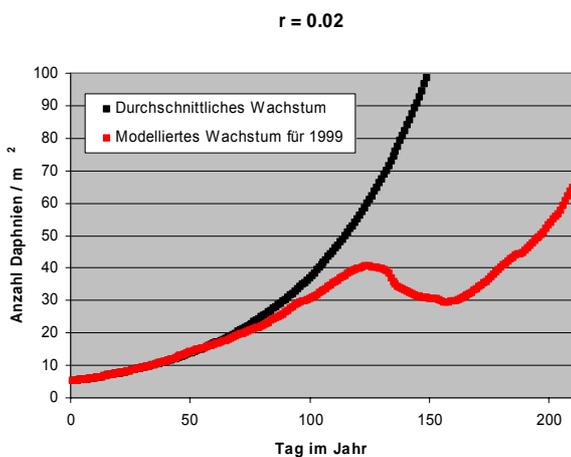
bewirken die Bedingungen von 1999 einen dramatischen Effekt: Während 5 Wochen wird die Population kleiner und braucht nochmals fast 4 Wochen, um wieder den ursprünglichen Wert zu erreichen. Sie stagniert daher während 9 Wochen, inklusive der gesamten Hochwasserzeit, und kann erst im Juli wieder wachsen. Und dies immer noch verlangsamt im Vergleich zu einem durchschnittlichen Jahr, denn die Wassertemperaturen sind auch im Sommer noch deutlich tiefer als üblich.



a) Netto-Wachstumsrate: 6%.



b) Netto-Wachstumsrate: 4%.



c) Netto-Wachstumsrate: 2%.

Abbildung 33: Modelliertes Wachstum der Daphnienpopulation im Frühling 1999 mit verschiedenen Netto-Wachstumsraten. Schwarz: durchschnittliches Populationswachstum. Rot: Modelliertes Populationswachstum im 1999. Man beachte die verschiedenen Skalen bei der Y-Achse.

3.6.6 „Egg ratio“ Methode

Die im letzten Kapitel vorgestellte Modellierung ist eine grobe Vereinfachung, wobei angenommen wird, dass das Populationswachstum im Frühling konstant bleibt. Im See ist dies natürlich nicht der Fall, da Nahrungsmenge und Temperatur sich mit der Zeit erhöhen. Mit der „Egg ratio method“ von PALOHEIMO (1974) kann man aufgrund von Eierzahlen und Temperaturen die Geburtsraten bestimmen (siehe Gleichung (3)).

Wie Gleichung (2) zeigt, ist die Todesrate die Differenz zwischen der Geburtsrate b und der tatsächlichen Populationswachstumsrate r . Letztere wird dabei folgendermassen berechnet:

$$r = \frac{\ln C_{t_2} - \ln C_{t_1}}{t_2 - t_1} \quad (9)$$

wobei C_{tx} = Daphniendichte am Tag (t) x.

Abb. 34 zeigt die Geburts- und Populationswachstumsrate der Daphnien im Brienzensee von August 2003 bis Dezember 2005. Dabei wurden Wassertemperaturen (Durchschnitt der obersten 30 m) und Dichteangaben des GBLs verwendet und mit den Eierzahlen unserer qualitativen Probenahme kombiniert.

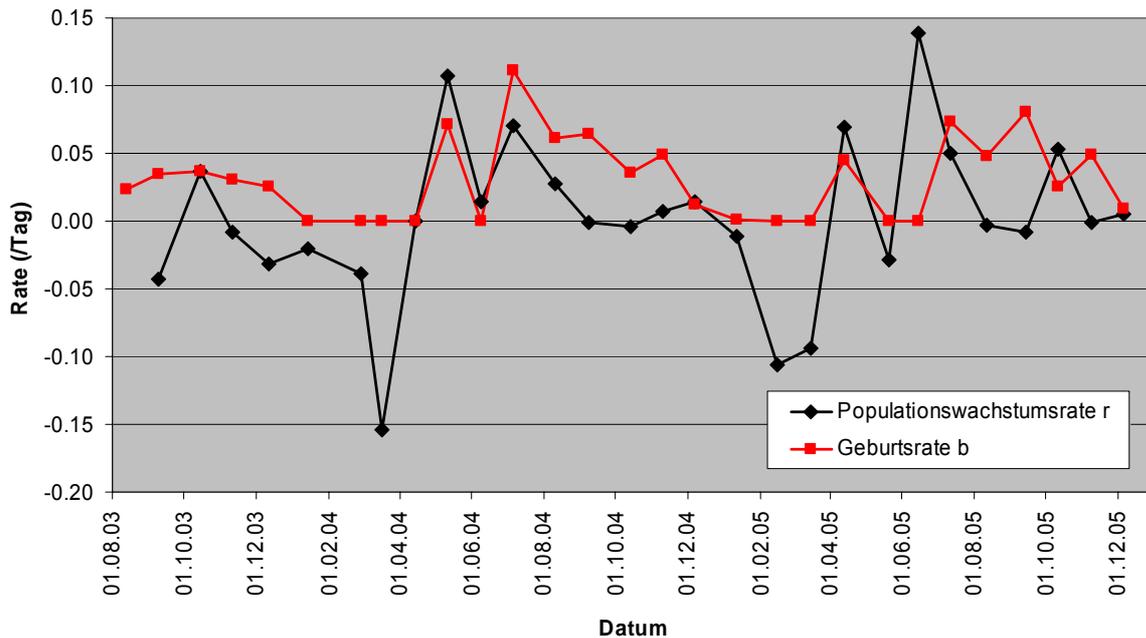


Abbildung 34: Geburts- und Populationswachstumsrate der Daphnien im Brienzensee von August 2003 bis Dezember 2005.

Erwartungsgemäss ist die Todesrate im Sommer und Ende Jahr am höchsten. Im Sommer wird wohl der grösste Prädationsdruck herrschen, und Ende Jahr werden viele Daphnien zusätzlich sterben, weil nicht genügend Nahrung vorhanden ist. Normalerweise sollte die Geburtsrate immer grösser sein als die Netto-Populationswachstumsrate. Ist dies nicht der Fall, liegt das einerseits daran, dass Daphnien aus Ehipprien schlüpfen können oder einfach an den nicht abwendbaren Ungenauigkeiten von Annahmen und Methoden.

Leider können wir die „Egg ratio“ Methode nicht für die Jahre vor Projektbeginn anwenden, da die genauen Eierzahlen der Daphnien zu dieser Zeit nicht mehr bestimmt werden können. Es ist ein altbekanntes Problem bei der Konservierung von Zooplanktonproben, dass häufig Tiere ihre Eier verlieren. Wir können aber zeigen, dass die berechneten Raten auch mit dieser Methode durchschnittlich in der gleichen Grössenordnung liegen wie bei unserer vereinfachten Methode in Kapitel 3.6.2. Zusätzlich liegen auch die erhöhten Ausschwemmungsraten in der gleichen Grössenordnung. Wir liegen also mit unseren Annahmen von durchschnittlichen Wachstumsraten im richtigen Bereich.

3.6.7 Das Hochwasser im August/September 2005

Wenn die Daphnienpopulation im Jahre 1999 durch den erhöhten Abfluss stark reduziert wurde, könnte man erwarten, dass die Daphnienpopulation während und nach dem Sommerhochwasser im Jahre 2005 auch hätte einbrechen müssen. Dies ist aber nicht geschehen (Abb. 35).

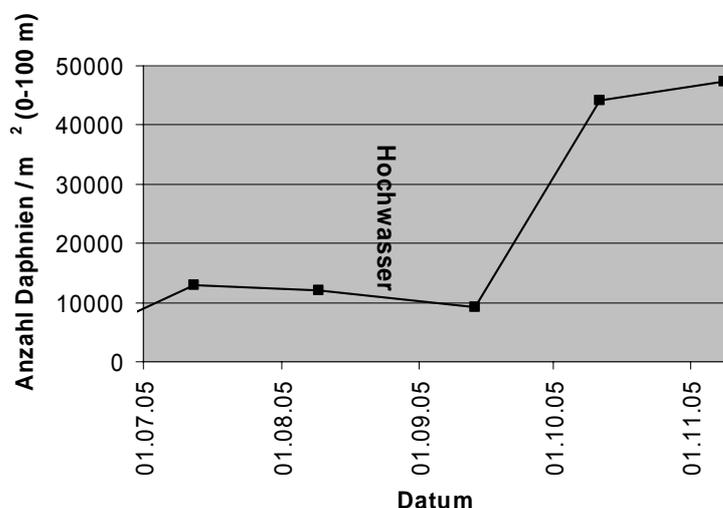


Abbildung 35:
Verlauf der Daphniendichte während des Hochwassers im August/September 2005.
Daten: GBL

Das Hochwasser 2005 fand unter ganz anderen Voraussetzungen statt als dasjenige von 1999. Ende August ist die Daphnienpopulation im Vergleich zum Frühling schon recht gross und wegen der besseren Nahrungssituation sind die Tiere weniger anfällig auf äussere Einflüsse. Ausserdem bringt ein Sommerhochwasser mehr organische Bestandteile mit, die theoretisch von den Daphnien genutzt werden könnten (siehe Kapitel 3.5.1): Während und nach dem Hochwasser 2005 war der POC-Gehalt des Sees besonders hoch (0.2-0.4 mg/l) und gleichmässig über den ganzen gemessenen Tiefenbereich von 0-40 m verteilt (Abb. 10). Die Wassertemperaturen sind im Sommer höher als im Frühling und bewirken daher ein höheres Populationswachstum, das dem Verdünnungseffekt des Abflusses entgegenwirken kann. Im Vergleich zum Hochwasser 1999 (1.5 Monate) war der Abfluss im Sommer 2005 nur für zwei Wochen erhöht (siehe Abb. 28). Abb. 34 zeigt, dass die Dichte der Daphnien während des Hochwassers leicht zurückgegangen ist. Dies könnte durchaus das Resultat der Ausschwemmung sein, allerdings war der Trend der Daphniendichte schon vorher leicht negativ. Danach aber konnte die Population wohl aufgrund der grossen Menge an eingebrachtem organischen Material sehr schnell wachsen und erreichte die höchste gemessene Dichte seit 2002 (Abb. 4). Interessanterweise waren die Daphnien während des Hochwassers 2005 deutlich länger (Abb. 15). Dies könnte damit erklärt werden, dass der Fischfrassdruck während dieser Zeit klein war, da der hohe Gehalt an Schwebstoffen (bis zu 24 mg/l) die Sicht für die Fische reduziert hat. Auch dieser Punkt könnte zum starken Populationswachstum der Daphnien nach dem Hochwasser beigetragen haben.

3.6.8 Zusammenfassung Populationswachstum und Ausschwemmung

Bei den oben beschriebenen Resultaten handelt es sich um eine Modellierung. Da die Daphnien im Jahre 1999 ja nicht mehr nachgewiesen werden konnten, sind wir gezwungen, Annahmen und Vereinfachungen zu machen. Daher kann diese Modellierung nichts beweisen, aber zeigen, ob unsere Hypothese eher wahrscheinlich oder unwahrscheinlich ist.

Alle unsere berechneten Wachstums- und Verlustraten (Geburtsrate, Nettopopulationswachstumsrate, Verdünnungsrate durch Abfluss) liegen in einem ähnlichen Bereich (wenige Prozente pro Tag) und machen damit die Ausschwemmungshypothese interessant. Wir konnten zeigen, dass es durchaus möglich ist, dass die Daphnienpopulation im Jahre 1999 den Verlust durch Abfluss nicht durch Wachstum kompensieren konnte, da die Population aufgrund der tiefen Wassertemperaturen vor dem Hochwasser wohl schon sehr klein war, der Abfluss während eineinhalb Monaten sehr hoch war und die tiefen Wassertemperaturen während und nach dem Hochwasser das Populationswachstum zusätzlich gebremst haben. Daher konnte sie erst wieder im September nachgewiesen werden.

Vergleicht man die simulierten Populationsdichten vor und nach dem Hochwasser, kommt man zur folgenden Erkenntnis: Bei einer durchschnittlichen Wachstumsrate von 4% pro Tag würde die Population (über die ganzen 2 Monate gesehen) um 40 statt 600% wachsen. Es ist durchaus denkbar, dass wir im Jahre 1999 mit tieferen Wachstumsraten rechnen müssen: Modellrechnungen von Teilprojekt A/C zeigen, dass die Primärproduktion während den 2 Monaten um 30% reduziert war (11% für das ganze Jahr 1999). Allerdings kann dies durch die monatlich gemessene Phytoplankton-Biomasse nicht bestätigt werden. Die Frassraten durch die Felchen können im Brienersee gemäss Teilprojekt E mehrere Prozente erreichen und fluktuieren von Monat zu Monat beträchtlich. Es könnte also durchaus sein, dass unser tiefstes Szenario der Situation im 1999 am nächsten kommt. In diesem Fall stagniert die Population für 9 Wochen und kann in Mai und Juni lediglich um total 2% wachsen.

Es ist auch durchaus möglich, dass der erhöhte Einfluss in den Brienersee die wenigen Daphnien, die noch vorhanden waren, horizontal Richtung Seeende transportiert hat. Damit wurde die Daphniendichte, die in der Seemitte bestimmt wird, möglicherweise deutlich unterschätzt. Weil Daphnien keine schnellen Schwimmer sind, würde es lang dauern, bis sie die Seemitte wieder erreichen. Dies könnte auch erklären, warum die im Brienersee dominierenden Zooplankter, die Hüpferlinge (Copepoden), im 1999 normale Populationsdichten erreicht haben (zusätzlich haben sie auch andere Generationszeiten und ein anderes Wanderverhalten). Messungen, die wir während des Hochwassers 2005 durchgeführt haben (hier nicht gezeigt, da nicht repliziert), scheinen diese „Patchiness“ zu bestätigen: Bei Dichtemessungen an verschiedenen Stellen fanden wir die höchste Dichte an Daphnien am unteren Seeende.

3.7. Parasiten

Eine der Hypothesen des Einbruchs der Daphnienpopulation lautete, dass Parasiten für den Einbruch der Daphnienpopulation im Jahre 1999 verantwortlich sein könnten. Eine Infektion hätte theoretisch Ende 1998, aber auch im Frühling 1999 die Population dermassen reduzieren können, dass sie sich bis im September 1999 nie davon erholen konnte.

Während der zweijährigen Untersuchungsperiode wurden alle vermessenen Tiere der Lebendproben (siehe Kapitel 3.2.2) auch auf Parasiten untersucht. Dabei konnten nur in einer Probe (Oktober 2003) zwei infizierte Tiere entdeckt werden (Parasit: *Microsporidium*). Zusätzlich wurden alle konservierten Zooplanktonproben von 1998 und 1999 analysiert. Dabei konnten gar keine Erreger entdeckt werden, wobei bemerkt werden muss, dass viele der Proben in schlechtem Zustand sind und ein Nachweis allfällig vorhandener Erreger schwierig ist, da viele Tiere geplatzt sind (ein übliches Problem bei der Fixierung der Daphnien durch Formalin).

Obwohl es schwierig ist, in Sachen Parasiten in die Vergangenheit zu schauen, schliessen wir sie als Grund für den Einbruch grundsätzlich aus. Erstens konnten wir in qualitativen und quantitativen Proben (fast) keine Parasiten nachweisen, zweitens ist eine hohe Ansteckungsrate bei den Daphniendichten, wie sie im Brienersee vorkommen, nicht wahrscheinlich. Denn ein totaler Einbruch der Population würde auch ein sehr hoher Anteil an infizierten Tieren voraussetzen. Bisherige Untersuchungen zeigen klar, dass Daphnien in nährstoffarmen Seen kleiner sind, deshalb weniger Wasser filtrieren und so die Wahrscheinlichkeit der Aufnahme von Erregern reduziert ist (EBERT, 1995). Unsere Forschungsgruppe hat über 40 Schweizer und Norditalienische Seen auf Taxon-Zusammensetzung und Parasitenbefall untersucht. Die Resultate zeigen, dass die Infektion durch Parasiten in eutrophen Mittellandseen am höchsten ist (WOLINSKA, 2006).

4) Schlussfolgerungen

Als Zusammenfassung wollen wir die in Kapitel 2.2 gestellten Fragen kurz beantworten:

- **Kann man Dauereier von Daphnien in Sedimentkernen finden? Und falls ja, sind sie während des 20. Jahrhunderts gleichmässig verteilt?**

Dauereier konnten zurück bis 1955 gefunden werden. Von 1918 bis 1955 fehlen sie ganz. Dies deckt sich auch mit der historischen Literatur, in der wiederholt vom Fehlen der Daphnien berichtet wird. Die Daphnien scheinen sich vor 1955 nie dauerhaft im See etabliert zu haben.

→ Details siehe Kapitel 3.3

- **Wie hat sich die Daphnienpopulation seit Beginn der Routineuntersuchungen des Kantons Bern entwickelt?**

Die Daphnienpopulation ist in den letzten zehn Jahren kleiner geworden. Dies ist auf die mangelnde Nahrung zurückzuführen und hat keinen direkten Zusammenhang mit den Schwebstoffen. Nach dem üblichen Einbruch im Winter brauchen die Daphnien immer länger, um sich im See zu etablieren.

→ Details siehe Kapitel 3.1.1

- **Wie steht es heute mit der Nahrungsgrundlage der Daphnien im Brienersee?**

Die Nahrung ist für die Daphnien das ganze Jahr über limitierend und reicht von Dezember bis April/Mai nicht mehr für ein positives Populationswachstum. Dadurch ist die Population anfälliger auf äussere Einflüsse wie z. Bsp. ein Hochwasser geworden.

→ Details siehe Kapitel 3.1.3 & 3.2.1

- **Wie sieht ein typisches Daphnienjahr im Brienersee aus? Überwintern die Daphnien als asexuelle Population oder als Dauereier?**

Die Daphnien des Brienersees haben zwei Strategien, um den Winter zu überstehen. Sie überwintern einerseits als asexuelle Population, andererseits produzieren sie auch Dauereier, aus denen im Frühling/Sommer wieder junge Daphnien schlüpfen können. Welche Strategie überwiegt, ist nicht zu quantifizieren. Sicher ist, dass die erste Variante aufgrund der sich verschlechternden Nahrungsgrundlage immer riskanter wird. Die zweite Variante gestaltet sich aufgrund der grossen Anteile von tiefen Stellen im See schwierig.

→ Details siehe Kapitel 3.1.4 & 3.2.6

- **Hat der hohe Eintrag an Schwebstoffen während des Hochwassers im Jahre 1999, in Kombination mit der kleinen Nahrungsmenge im Frühling, zum Einbruch der Daphnienpopulation geführt?**

Unsere Experimente zeigen, dass die Schwebstoffkonzentrationen des Brienersees nicht ausreichen, um die Fitness der Daphnien negativ zu beeinträchtigen, auch nicht während eines Hochwasserereignisses wie 1999. Geringe Konzentrationen an Schwebstoffen erhöhen sogar die Fitness und wir gehen davon aus, dass sich die Daphnien von den organischen Bestandteilen der Schwebstoffe ernähren können.

→ Details siehe Kapitel 3.5.1

- **Wandern die Daphnien vertikal ab, um besonders trübe Schichten zu meiden?**

Obwohl sich die Daphnien in unseren Untersuchungen unter der Schicht mit der höchsten Trübe aufhielten, können wir davon ausgehen, dass die Schwebstoffe keinen direkten Einfluss auf das Wanderungsverhalten der Daphnien haben.

→ Details siehe Kapitel 3.5.2

- **Wurden die Dauereier der Daphnien durch das Hochwasser 1999 vermehrt zugedeckt und erhielten daher später ihren Schlüpfstimulus nicht mehr?**

Es konnte keine erhöhte Sedimentation im Jahre 1999 festgestellt werden, zumindest nicht im seichten Bereich, wo Dauereier ihren Schlüpfstimulus erhalten können. Der hohe Anteil an vollen Ehippien in Sedimentkernen der Tiefe und der hohe Anteil an leeren Ehippien im seichten Bereich zeigen, dass juvenile Tiere im Jahre 1999 ganz normal aus den Dauereiern schlüpfen konnten.

→ Details siehe Kapitel 3.4

- **Sind Parasiten für den Einbruch der Population im Jahre 1999 verantwortlich?**

Es ist praktisch auszuschliessen, dass Parasiten dafür verantwortlich sind. Durch die tiefe Daphniendichte ist die Ansteckungswahrscheinlichkeit sehr klein.

→ Details siehe Kapitel 3.7

- **Könnte es sein, dass ein grosser Teil der Daphnienpopulation im Frühling 1999 durch den erhöhten Abfluss während des Hochwassers ausgeschwemmt wurde?**

Unsere Modellierung zeigt, dass dies durchaus möglich ist. Während eineinhalb Monaten war der Abfluss extrem hoch. Verlust- und Wachstumsraten haben die gleiche Grössenordnung, während mehreren Wochen war die Verlustrate durch Abfluss grösser als die Wachstumsrate. Ausserdem war die Wassertemperatur vor, während und nach dem Hochwasser ausserordentlich tief, was das Populationswachstum zusätzlich vermindert hat.

→ Details siehe Kapitel 3.6

- **Was hat zum Einbruch der Daphnienpopulation im Jahre 1999 geführt?**

Basierend auf der kritischen Nahrungsgrundlage im Winter/Frühling und den ausserordentlich tiefen Wassertemperaturen im Jahre 1999 ist es sehr wahrscheinlich, dass die Daphnien den Verlust durch den hohen Abfluss während des Hochwassers nicht durch Populationswachstum kompensieren konnten. Gemäss unserer Modellierung konnte die Population erst im Juli wieder wachsen. In den Zooplanktonproben wurden sie dann erst im September wieder nachgewiesen.

- **Können sich die Ereignisse des Jahres 1999 jederzeit wiederholen?**

Wir gehen davon aus, dass sich dieser Einbruch im Zusammenhang mit einem Frühlingshochwasser wieder ereignen könnte. Trotz der stetigen Abnahme der Daphniendichte in den letzten zehn Jahren ist es aber sehr unwahrscheinlich, dass die Daphnien in naher Zukunft für immer aus dem Brienzersee verschwinden werden, da sich die Population immer wieder aus Dauereiern etablieren kann.

5) Danke

Zwei Jahre Feld-, Labor- und Schreibearbeit sind nur mit tatkräftiger Unterstützung möglich. Wir möchten uns bei allen Leuten bedanken, die sich für diesen Projektteil eingesetzt haben:

- Bastian Bommer hat die Partikelgrössenverteilung des Sediments gemessen.
- Hans Rudolf Bürgi hat diesen Bericht überarbeitet und stand immer zur Verfügung für fruchtbare Diskussionen.
- Christine Dambone hat sich um die Brienerseeclone gekümmert, den Chemostaten zur Fütterung der Daphnien unterhalten, bei Versuchen, im Feld und im Labor geholfen und die Ehippien genauer unter die Lupe bzw. das Rasterelektronenmikroskop genommen.
- Colleen Durkin hat sechs Monate als Praktikantin bei uns gearbeitet und bei Versuchen, im Labor und während den unvergesslichen 24 h Probenahmen mit grossem Einsatz mitgemacht.
- Richard Illi hat alle POC- und Chlorophyllmessungen durchgeführt und immer einen Tipp bereit, wenn es um Probenahmetechnik geht.
- Lorenz Jaun war bei vielen Probenahmen und insbesondere der 24 h Probenahme dabei. Durch gemeinsame POC-Probenahmen konnten wir uns beide einen Teil der Arbeit ersparen.
- David Finger hat mit uns am meisten Zeit auf dem See verbracht. Unvergesslich bleiben die 24 h Probenahmen, die Sommerprobenahmen bei schönstem Badewetter, die weniger gemütlichen Probenahmen bei Wind und Wellen und der Bootsführerkurs.
- Susanne Fischer hat diesen Bericht akribisch überarbeitet.
- Erwin Grieder hat die Sedimentkerne datiert.
- Gebüder Hofmann haben uns während einem ganzen Jahr erlaubt, unser Boot bei ihnen abzustellen. Auch wenn es mal Probleme mit dem Wassern des Boots gab, waren sie stets zur Stelle.
- Esther Keller gebührt der grösste Dank: bei unzähligen Probenahmen war sie dabei, hat hunderte von Proben ausgezählt und war immer bereit zu helfen, und das meistens sehr spontan.
- Talida Olinger hat bei uns zwei Monate als Praktikantin gearbeitet und sich dabei hauptsächlich um die Sedimentkerne gekümmert.
- Brian Sinnet hat uns in das Geheimnis des Rasterelektronenmikroskops eingeführt.
- Mike Sturm war ein toller Experte in Sachen Sedimente und Motivator in manchmal schwierigeren Zeiten.
- Markus Zeh war als Projektleiter immer sehr kooperativ, geduldig und motivierend. Ausserdem hat er uns ermöglicht, ohne grossen Aufwand und ohne zusätzliche Kosten an den Routineprobenahmen teilzunehmen.
- Alois Zwyszig war bei allen Sedimentfallen- und Sedimentkern-Probenahmen dabei. Mit ihm ist Arbeiten immer effizient, aber trotzdem wie Freizeit. Zusätzlich hat er die Sedimentkerne fotografiert.

- Barbara Keller, Piotr Madej, Christoph Tellenbach und Justyna Wolinska
Mitglieder der Spaak-Gruppe, haben uns in allen Belangen unterstützt, sei das im Feld, im Labor, bei Versuchen oder Diskussionen der Resultate.
- Katrin Guthruf, Dani Scheidegger und die Seepolizei Bern
haben uns erlaubt, an den Routineprobenahmen teilzunehmen und uns damit viel Zeit und Aufwand erspart.
- Falvio Anselmetti, Torsten Diem, Stéphanie Girardclos, Christa Jolidon, Michael Morger, Sabine Rellstab, Stefan Sägesser, André Steffen, Michi Schurter, Anna Treydte und Annika Wagenhoff
haben bei Probenahmen oder Versuchen mitgeholfen.
- Peter Bossard, Arthur Kirchhofer, Rudolf Müller, Peter Reichert, Lisa Shama und Johny Wüest
haben dieses Teilprojekt dank Diskussionen und Tipps entscheidend weitergebracht.

Finanzierung

Diese Arbeit wurde dank der finanziellen Unterstützung von folgenden Parteien möglich:

- Kanton Bern
- Bundesamt für Umwelt (BAFU)
- Kraftwerke Oberhasli AG (KWO)
- Brienersee-Gemeinden
- Eawag

Einige Zahlen

Für den hier vorliegenden Bericht haben wir in den letzten 2 Jahren:

- 46 Tage auf dem See verbracht und dabei
- 6850 Kilometer im Auto zurückgelegt
- 2 Mal die Probenahme wegen Stürmen abgebrochen
- 2 Mal die Probenahme wegen starkem Wind unterbrochen
- 3481 lebende Daphnien aus dem Brienersee vermessen, auf Parasiten durchleuchtet und deren Eier gezählt
- 3001 Daphnien mittels Allozym-Elektrophorese bestimmt
- 1262 Tiere für Versuche verwendet
- 782 Tiere bei Versuchen vermessen
- 591 Tiere bei Versuchen fotografiert und deren Eier gezählt
- 260 Wasserproben genommen und deren POC-Gehalt bestimmt
- 48 Wasserproben genommen und deren Chlorophyll-Gehalt bestimmt
- 290 quantitative Zooplanktonproben genommen und
- 308 Zooplanktonproben ausgezählt
- 560 Mal mit der Winde entweder Zooplankton- oder Wasserproben genommen
- 456 Referenzen gesammelt und grösstenteils auch gelesen
- 2 Manuskripte für wissenschaftliche Publikationen verfasst
- 13 Sedimentkerne gestochen
- 199 Sedimentschichten gesiebt und nach Ehippien gesucht, dabei
- 678 Ehippien gefunden, auf Eier untersucht und zum Teil vermessen

6) Literatur

- Appleby, P., 2001. Chronostratigraphic techniques in recent sediments. In LAST, W. & SMOL, J. (eds.), Tracking environmental change using lake sediments. Basin analysis, coring, and chronological techniques. Kluwer Academic Publishers: 171-203.
- Arruda, J. A., Marzolf, G. R. & Faulk, R. T., 1983. The role of suspended sediments in the nutrition of zooplankton in turbid reservoirs. *Ecology* 64: 1225-1235.
- Bittner, K., 2001. Parasitismus bei *Daphnia* im Bodensee. PhD Thesis. Universität Konstanz. 120 pp.
- Bozelli, R. L., 1998. Influences of suspended inorganic matter on carbon ingestion and incorporation rates of two tropical cladocerans, *Diaphanosoma birgei* and *Moina minuta*. *Archiv für Hydrobiologie* 142: 451-465.
- Burckhardt, G., 1900. Faunistische und systematische Studien über das Zooplankton der grösseren Seen der Schweiz und ihre Grenzgebiete. Ph. D. Thesis. 715 pp.
- Bürgi, H. R., Heller, C., Gaebel, S., Mookerji, N. & Ward, J. V., 1999. Strength of coupling between phyto- and zooplankton in Lake Lucerne (Switzerland) during phosphorus abatement subsequent to a weak eutrophication. *Journal of Plankton Research* 21: 485-507.
- Carvalho, M. L., 1984. Influence of predation by fish and water turbidity on a *Daphnia-Gessneri* population in an amazonian floodplain lake, Brazil. *Hydrobiologia* 113: 243-247.
- De Meester, L., Dawidowicz, P., Van Gool, E. & Loose, C. J., 1999. Ecology and evolution of predator-induced behavior of zooplankton: Depth selection behavior and diel vertical migration. In HARVELL, C. D. & TOLLRIAN, R. (eds.), Ecology and evolution of inducible defenses. Princeton, University Press, Princeton, New Jersey: 160-176.
- Dimberger, J. M. & Threlkeld, S. T., 1986. Advective effects of a reservoir flood on zooplankton abundance and dispersion. *Freshwater Biology* 16: 387-396.
- Ebert, D., 1995. The ecological interactions between a microsporidian parasite and its host *Daphnia magna*. *Journal of Animal Ecology* 64: 361-369.
- Ebert, D., Paybe, R. & Weisser, W., 1997. The epidemiology of parasitic diseases in *Daphnia*. In DETTNER, K., BAUER, G. & VÖLKL, W. (eds.), Vertical food web interactions evolutionary patterns and driving forces. Springer, Berlin [etc.]: 91-111.
- Flück, H., 1926. Beiträge zur Kenntnis des Phytoplanktons des Brienzersees. PhD Thesis. ETH Zürich. 70 pp.
- Gionfriddo, J. P. & Best, L. B., 1996. Grit-use patterns in North American birds: The influence of diet, body size, and gender. *Wilson Bulletin* 108: 685-696.
- Gliwicz, M. Z., 1986. Suspended clay concentration controlled by filter-feeding zooplankton in a tropical reservoir. *Nature* 323: 330-332.
- Green, J., 1974. Parasites and epibionds of Cladoceran. *Transactions of the Zoological Society of London* 32: 417-515.
- Hart, R. C., 1986. Zooplankton abundance, community structure and dynamics in relation to inorganic turbidity, and their implications for a potential fishery in subtropical Lake Le-Roux, South-Africa. *Freshwater Biology* 16: 351-371.

- Hart, R. C., 1992. Experimental studies of food and suspended sediment effects on growth and reproduction of 6 planktonic cladocerans. *Journal of Plankton Research* 14: 1425-1448.
- Hebert, P. D. N. & Beaton, M. J., 1989, Methodologies for allozyme analysis using cellulose acetate electrophoresis. Helena laboratories Beaumont, Texas, 32 pp.
- Herzig, A., 1974. Some population characteristics of planktonic crustaceans in Neusiedler See. *Oecologia* 15: 127-141.
- Heuscher, J., 1901, Thuner- und Briener-See, ihre biologischen und Fischerei-Verhältnisse. Zwingli, Pfäffikon, 104 pp.
- Jankowski, T., 2002. From diapause to sexual reproduction: Evolutionary ecology of the *Daphnia* hybrid complex from Lake Constance. PhD Thesis. Universität Konstanz. 106 pp.
- Jankowski, T. & Straile, D., 2003. A comparison of egg-bank and long-term plankton dynamics of two *Daphnia* species, *D. hyalina* and *D. galeata*: Potentials and limits of reconstruction. *Limnology and Oceanography* 48: 1948-1955.
- Jeppesen, E., Jensen, J. P., Amsinck, S., Landkildehus, F., Lauridsen, T. & Mitchell, S. F., 2002. Reconstructing the historical changes in *Daphnia* mean size and planktivorous abundance in lakes from the size of *Daphnia* ephippia in the sediment. *Journal of Paleolimnology* 27: 133-143.
- Kankaala, P., 1988. The relative importance of algae and bacteria as food for *Daphnia longispina* (Cladocera) in a polyhumic lake. *Freshwater Biology* 19: 285-296.
- Keller, B., Bürgi, H. R., Sturm, M. & Spaak, P., 2002. Ephippia and *Daphnia* abundances under changing trophic conditions. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 28: 851-855.
- Kirchhofer, A., 1990. Limnologische und ichthyologische Untersuchungen im Brienersee unter besonderer Berücksichtigung der Differenzierung der sympatrischen Felchenpopulationen. Ph.D. Thesis. Universität Bern. 99 pp.
- Kirk, K. L., 1991. Suspended clay reduces *Daphnia* feeding rate - behavioral mechanisms. *Freshwater Biology* 25: 357-365.
- Kirk, K. L., 1992. Effects of suspended clay on *Daphnia* body growth and fitness. *Freshwater Biology* 28: 103-109.
- Kirk, K. L. & Gilbert, J. J., 1990. Suspended clay and the population dynamics of planktonic rotifers and cladocerans. *Ecology* 71: 1741-1755.
- Koenings, J. P., Burkett, R. D. & Edmundson, J. M., 1990. The exclusion of limnetic cladocera from turbid glacier-meltwater lakes. *Ecology* 71: 57-67.
- Lampert, W., 1978. A field study on the dependence of the fecundity of *Daphnia* spec. on food concentration. *Oecologia* 36: 363-369.
- Lampert, W., 1989. The adaptive significance of diel vertical migration of zooplankton. *Functional Ecology* 3: 21-28.
- Lampert, W. & Trubetskova, I., 1996. Juvenile growth rate as a measure of fitness in *Daphnia*. *Functional Ecology* 10: 631-635.
- Lutz, A., 1878. Untersuchungen über die Cladoceren der Umgebung von Bern. *Mitteilungen der Naturforschende Gesellschaft in Bern*. Huber, Bern: 16.

- Maedamartinez, A. M., Obregonbarboza, H. & Dumont, H. J., 1995. Laboratory culture of fairy shrimps using bakers-yeast as basic food in a flow-through system. *Hydrobiologia* 298: 141-157.
- Maurer, V. & Guthruf, K., 2003. Mageninhaltanalysen bei Brienersee-Felchen - Auswertung 2. HYDRA, Bern: 12.
- McCabe, G. D. & O'Brien, W. J., 1983. The effects of suspended silt on feeding and reproduction of *Daphnia pulex*. *American Midland Naturalist* 110: 324-337.
- Müller-Navarra, D. & Lampert, W., 1996. Seasonal patterns of food limitation in *Daphnia galeata*: separating food quantity and food quality effects. *Journal of Plankton Research* 18: 1137-1157.
- Paloheimo, I. E., 1974. Calculation of instantaneous birth rate. *Limnology and Oceanography* 19: 692-694.
- Pfunder, M., 1995. Brienersee: Artzusammensetzung und trophische Struktur des Planktons in einem trübstoffbelasteten oligotrophen See. Diploma Thesis. ETH Zürich. 103 pp.
- Rellstab, C., 1999. Einfluss der Nahrungskonzentration auf Wachstum und Mortalität der Kleinfelchenlarven (*Coregonus* sp.) im reoligotrophierten Vierwaldstättersee. Diploma Thesis. ETH Zürich. 90 pp.
- Rellstab, C. & Spaak, P., submitted. Starving with a full gut? Effect of suspended particles on the fitness of *Daphnia hyalina*. Submitted to *Hydrobiologia*.
- Saunders, P. A., Porter, K. G. & Taylor, B. E., 1999. Population dynamics of *Daphnia* spp. and implications for trophic interactions in a small, monomictic lake. *Journal of Plankton Research* 21: 1823-1845.
- Schwartz, S. S. & Hebert, P. D. N., 1987. Methods for activation of the resting eggs of *Daphnia*. *Freshwater Biology* 17: 373-379.
- Seda, J. & Machacek, J., 1998. The effect of flow-through regimes on zooplankton densities in a canyon-shaped dam reservoir. *International Review of Hydrobiology* 83: 477-484.
- Spaak, P. & Hoekstra, J. R., 1995. Life history variation and the coexistence of a *Daphnia* hybrid with its parental species. *Ecology* 76: 553-564.
- Spaak, P., Vanoverbeke, J. & Boersma, M., 2000. Predator induced life history changes and the coexistence of five taxa in a *Daphnia* species complex. *Oikos* 89: 164-174.
- Stibor, H. & Lampert, W., 1993. Estimating the size at maturity in field populations of *Daphnia* (cladocera). *Freshwater Biology* 30: 433-438.
- Vinyard, G. L. & O'Brien, W. J., 1976. Effects of light and turbidity on reactive distance of bluegill (*Lepomis macrochirus*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 33: 2845-2849.
- Winder, M., 2002. Zooplankton ecology in high-mountain lakes. PhD Thesis. ETH Zürich. 157 pp.
- Wolinska, J., 2006. Parasites and predators structure hybridizing *Daphnia* communities. PhD Thesis. ETH Zürich. No. 16612. 141 pp.
- Wüest, A., Bürgi, H. R., Huggenberger, P., Jakob, A. & Müller, R., 2003. Veränderungen im Ökosystem Brienersee, Phase II «Prioritätensetzung» Expertenbericht. Gewässer- und Bodenschutzlabor des Kantons Bern (GBL): 54.

- Wuhrmann, K. & Corti, U. A., 1947. Bericht über die fischereibiologischen und chemisch-physikalischen Untersuchungen im Brienersee 1945/46. Eawag, Kastanienbaum: 10.
- Zettler, E. R. & Carter, J. C. H., 1986. Zooplankton community and species responses to a natural turbidity gradient in Lake Temiskaming, Ontario Quebec. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43: 665-673.
- Zurek, R., 1980. Effect of suspended materials on zooplankton - 1. Natural environments. *Acto Hydrobiologica* 22: 449-471.
- Zurek, R., 1982. Effect of suspended materials on zooplankton - 2. Laboratory investigations *Daphnia hyalina*. *Acto Hydrobiologica* 24: 233-251.