

Bericht Nr. 59

Phytoplanktonentwicklung im Bodensee von 1965 – 2007: Einfluss von trophischen und klimatischen Veränderungen



*Phytoplanktonentwicklung im
Bodensee von 1965 – 2007:
Einfluss von trophischen und
klimatischen Veränderungen*

Bearbeiter:

Marc C. Jochimsen, Reiner Kümmerlin & Dietmar Straile

Inhaltsverzeichnis

Abkürzungsverzeichnis	IV
Abbildungsverzeichnis	V
Tabellenverzeichnis	VI
Zusammenfassung	VII
1. Einleitung	
1.1 Die Untersuchungen des Phytoplanktons im Bodensee	1
1.2 Ökologie des Phytoplanktons	3
1.3 Auswirkungen anthropogener Einflüsse	7
1.4 Bedeutung von Langzeitmonitoring für die Grundlagenforschung	9
1.5 Aufgabenstellung	10
2. Daten und Methoden	
2.1 Untersuchungsstelle und Probenahme	12
2.2 Qualitätssicherung der Datenreihe	16
2.3 Datenaufbereitung und statistische Auswertungen	18
3. Ergebnisse	
3.1 Langzeitentwicklung wichtiger Umweltparameter	25
3.1.1 Temperaturen und thermische Mischungsverhältnisse	25
3.1.2 Nährstoffentwicklung, Eutrophierung und Re-Oligotrophierung	28
3.1.3 Trendanalyse und Korrelation der Variablen untereinander	33
3.1.4 Ordination der Umweltparameter	35
3.2 Entwicklung der taxonomischen Artenvielfalt und Diversität	39
3.3 Langfristige Entwicklung von Gesamtbiomasse und taxonomischen Großgruppen	49
3.3.1 Quantitative Biomasseentwicklung	49
3.3.2 Zusammenhang mit den Umweltbedingungen	53
3.3.3 Kompensatorische Dynamiken	60
3.4 Saisonale Entwicklung von Gesamtbiomasse und taxonomischen Großgruppen	63
3.4.1 Dynamik der jährlichen saisonalen Biomasseverteilungen	63
3.4.2 Dynamik der mittleren Saisonalität über 4 charakteristische Zeitschnitte	69
3.4.3 Beziehung zwischen saisonaler Biomasse und Umweltvariablen	70
3.4.4 Multivariate Analyse der Phytoplanktonzusammensetzung	77
3.4.5 Verlust der typischen Saisonalität	80
4. Diskussion	
Abiotische Rahmenbedingungen für die Phytoplanktonentwicklung	81
Diversität	82
Entwicklung der mittleren Jahres-Biomassen	84
Kompensatorische Dynamiken	86
Entwicklung der saisonalen Biomassen	89
Schlussfolgerung und Ausblick	92
Literaturverzeichnis	94
Anhang	102
Glossar	112

Abkürzungsverzeichnis

AIC	Akaike Informationskriterium
ANOVA	Varianzanalyse (engl. <i>ANalysis Of VAriance</i>)
bzw.	beziehungsweise
Chl a	Chlorophyll a
CO ₂	Kohlendioxid
d.h.	das heißt
et al.	<i>et alii</i> (lat. und andere)
engl.	englisch
etc.	<i>et cetera</i> (lat. und so weiter)
EU	Europäische Union
Ezg.	Einzugsgebiet
FU	Fischbach-Utwil (Probenahmestelle im Bodensee-Obersee)
GAM	Generalisiertes Additives Modell
griech.	griechisch
IPCC	<i>Intergovernmental Panel of Climate Change</i>
lat.	Lateinisch
LAWA	Bund/Länder-Arbeitsgemeinschaft Wasser
LOESS	lokale Glättungsfunktion (engl. <i>locally weighted scatterplot smoothing</i>)
LUBW	Landesanstalt für Umwelt, Messungen und Naturschutz Baden-Württemberg
MW	Mittelwert
NAO	Nordatlantische Oszillation
n	Stichprobenumfang
N	Stickstoff
n. s.	nicht signifikant
NH ₄	Ammonium
NO ₃	Nitrat
O ₂	Sauerstoff
p	Irrtumswahrscheinlichkeit
P	Phosphor
PCA	Hauptkomponentenanalyse (engl. <i>principal components analysis</i>)
PO ₄	(Ortho-)Phosphat
r	Korrelationskoeffizient
R ²	Bestimmtheitsmaß
RSI	Regime Shift Index nach der <i>Rodionov Regime Shift Detection</i> - Methode
SRP	soluble reactive phosphorus, gelöster reaktiver Phosphor = Orthophosphat
SiO ₂	Siliziumdioxid
SRSi	gelöstes reaktives Silizium (engl. <i>soluble reactive silicate</i>)
s.l.	senso lato (lat. im weiteren Sinne)
TN / TN3	Gesamtstickstoff (engl. <i>total nitrogen</i>) / Gesamtstickstoff im März
TP	Gesamtphosphor (engl. <i>total phosphorus</i>)
u.a.	unter anderem
WRRL	Wasserrahmenrichtlinie
WTa / WT3	Wassertemperatur Jahresmittel bzw. Märzmittel in den oberen 20m
z.B.	zum Beispiel
Z _{eu}	euphotische Tiefe
Z _{max}	größte Gewässertiefe
Z _{mix}	durchmischte Gewässertiefe

Abbildungsverzeichnis

Im Folgenden werden die Abbildungen dieses Berichts chronologisch aufgeführt.

Abb. 1.1: Algentepiche im Freiwasser und Litoral während des eutrophen Zustands des Bodensees

Abb. 2.1: Lage der Probenahmestelle FU im Bodensee

Abb. 3.1.1: Zeitreihe der Wassertemperaturen (Jahresmittel, Märzmittel)

Abb. 3.1.2: Stratifizierungszyklus im Bodensee

Abb. 3.1.3: Zeitreihe des NAO-Winterindex und Zusammenhang mit den März-Wassertemperaturen

Abb. 3.1.4: Langzeitentwicklung der wichtigsten Nährstoff-Fraktionen

Abb. 3.1.5: Saisonale Dynamik von gelöstem Phosphor und gelöstem Silikat

Abb. 3.1.6: Korrelation der Umweltparameter

Abb. 3.1.7: Hauptkomponentendiagramm der Umweltvariablen

Abb. 3.1.8: Zeitliche Abfolge der Hauptkomponenten-Scores

Abb. 3.2.1: Repräsentanz der verschiedenen Algengruppen

Abb. 3.2.2: Artenreichtum des Bodensee-Phytoplanktons 1965 – 2007

Abb. 3.2.3: Artenreichtum und Detektionslimit

Abb. 3.2.4: Artenreichtum und Trophiegrad, Saisonalität des Artenreichtums

Abb. 3.2.5: Mittlere Zahl an Taxa, bis 80% der Biomasse einer Probenahme erreicht sind

Abb. 3.2.6: Entwicklung der Shannon-Diversität sowie der Evenness

Abb. 3.2.7: Diversität und Trophiegrad, Saisonalität der Diversität

Abb. 3.2.8: Entwicklung des Artenwechsels (*turnover*)

Abb. 3.3.1: Zeitlicher Verlauf der Phytoplankton-Gesamtbiomasse (Jahresmittelwert)

Abb. 3.3.2: Zeitreihen der Algengruppen und relative Häufigkeit (Jahresmittelwert)

Abb. 3.3.3: Beziehung zwischen Algenbiomassen mit TP_{MIX}

Abb. 3.3.4: Multivariate Analysen zur Entwicklung der Phytoplanktongemeinschaft

Abb. 3.3.5: Limitierende Faktoren für die Phytoplanktongemeinschaft während HBP und LBP

Abb. 3.3.6: Varianzverhältnis und Synchronitätsindex

Abb. 3.4.1: Saisonalität und Verlauf der Phytoplankton-Gesamtbiomasse und der relativen Biomassenanteile der Algengruppen

Abb. 3.4.2: Gemittelte saisonale Dynamik der Gesamtphytoplanktonbiomasse

Abb. 3.4.3: Gemittelte Saisonalität der relativen Biomasseanteile der Algengruppen in vier Perioden

Abb. 3.4.4: Saisonale partielle Korrelationen zwischen Gesamtbiomasse, TP_{MIX} und WT3

Abb. 3.4.5: gemittelte saisonale Dynamik der Biomassen der einzelnen taxonomischen Gruppen

Abb. 3.4.6: Saisonale partielle Korrelationen für die Algengruppen und TP_{MIX}

Abb. 3.4.7: Saisonale partielle Korrelationen für die Algengruppen und WT3

Abb. 3.4.8: Entwicklung der Variationskoeffizienten der Gesamtbiomasse

Abb. 3.4.9: NMDS-Ordinationen der saisonalen Zeitreihe des Bodensee-Phytoplanktons

Abb. 3.4.10: Mittlerer saisonaler Verlauf der NMDS-Ordination in verschiedenen Zeitperioden

Abb. 3.4.11: Zusammenfassung der phänologischen Veränderungen in der Phytoplankton-Sukzession

Tabellenverzeichnis

Im Folgenden werden die Tabellen dieses Berichts chronologisch aufgeführt.

Tabelle 2.1: Charakteristische Angaben zum Bodensee-Obersee

Tabelle 2.2: Liste der Probenahmeparameter mit Beprobungszeiträumen

Tabelle 3.1.1: Veränderungsdaten der gemittelten Wassertemperaturen

Tabelle 3.1.2: Zeitpunkte limitierender Silikatkonzentrationen

Tabelle 3.1.3: Korrelation der Hauptachsen 1 und 2 mit den Umweltvariablen

Tabelle 3.2.1: Aufstellung der systematischen Zusammensetzung der Phytoplanktontaxa

Tabelle 3.3.1: Zusammenfassung der statistischen Parameter des Generalisierten Additiven Modells (GAM) für die Beziehung zwischen Algenbiomassen, TP_{MIX} und $WT3$

Zusammenfassung

Das Institut für Seenforschung in Langenargen erhebt und archiviert im Auftrag der Internationalen Gewässerschutzkommission für den Bodensee (IGKB) seit 1965 eine Phytoplankton-Zeitreihe für den Bodensee-Obersee. Im Vergleich mit anderen Monitoringprogrammen handelt es sich um einen der längsten und sowohl zeitlich als auch taxonomisch am besten aufgelösten Datensätze eines europäischen Sees. An der Untersuchungsstelle Fischbach-Uttwil werden regelmäßig in weitgehend zweiwöchentlichem Abstand Algen-Zellzählungen möglichst auf Artniveau durchgeführt, was somit nicht nur die Dokumentation langfristiger Veränderungen von Abundanz und Saisonalität der Phytoplanktongemeinschaft erlaubt, sondern auch komplexere Analysen der Gemeinschaftsstruktur, Veränderungen der Diversität sowie Verschiebungen der Algenblüten in Abhängigkeit von Nährstoffveränderungen und klimatischen Faktoren ermöglicht.

Der Bodensee hat im Untersuchungszeitraum (1965-2007) eine deutliche Veränderung seiner Trophie durchgemacht und sich, auf den gemessenen Konzentrationen hauptsächlich der Nährstoffe Phosphat und Stickstoff basierend, von einem meso-eutrophen See während der 1960er und 1970er Jahre wieder zu einem nährstoffarmen, mehr dem naturnahen Zustand entsprechenden Gewässer entwickelt. Der Fokus der Restaurierungsmaßnahmen lag dabei auf einer Verminderung der Algenbiomassen durch Reduzierung der Phosphoreinleitung in den See. Im gleichen Zeitraum wurden außerdem sich verändernde regionale Klimamuster als Reaktion auf globale atmosphärische Klimafaktoren beobachtet, die über die Beeinflussung der Wassertemperaturen die langfristige Variabilität von Stratifizierungszeitpunkt und Beginn der Algen-Frühjahrsblüte bestimmten.

Die Phytoplanktonzönose des Bodensees war zu allen Zeitpunkten im Untersuchungszeitraum unabhängig vom trophischen Zustand des Sees artenreich und hauptsächlich geprägt von Diatomeen- und Cryptophyceenarten, die zusammen im Jahresmittel etwa die Hälfte der Biomasse ausmachten. Die Artenvielfalt des Bodensee-Phytoplanktons nahm zeitlich synchron mit der Re-Oligotrophierung zu, wobei der Einfluss dominierender Arten auf die Diversität abnahm, die Artenverteilung gestaltete sich demnach im Verlaufe der untersuchten Zeiträume gleichmäßiger. Die am häufigsten vorkommenden Arten *Erkenia subaequiciliata*, *Gymnodinium helveticum* und *Rhodomonas lens* gehörten zu den Goldalgen, Dinoflagellaten und Cryptophyceen. Die höchsten Zellzahlen erreichten kleine Arten der Cyanobakterien, während die Grünalgen die artenreichste Algenklasse waren. Zur Zeit der hohen Biomassen, die mit der Eutrophierung und einer zehn Jahre darüber hinaus andauernden Phase relativer Biomassestabilität einhergingen, hatten Grünalgen und zeitweise Blaualgen höhere Anteile an der Algengesamtbiomasse. Die Re-Oligotrophierung führte zu teilweise erheblichen Biomasseverlusten speziell in diesen Phytoplanktongruppen. Im Gegensatz zu diesen Taxa stiegen im weiteren Verlauf der Re-Oligotrophierung die Biomassen der Goldalgen und die relativen Anteile der Dinoflagellaten und Cryptophyceen, was mit der Fähigkeit vieler Vertreter dieser Algengruppen zur mixotrophen Ernährungsweise bei oligotrophen Nährstoffverhältnissen zusammenhängen kann.

Aufgrund dieser Zu- und Abnahme bei den einzelnen Algengruppen zeigte die Phytoplanktonbiomasse in ihrer Gesamtsumme während der Hochbiomassephase in der

Summe eine bemerkenswerte Stabilität und war geprägt von kompensatorischen Dynamiken innerhalb der Algengemeinschaft. Über einen Zeitraum von etwa 25 Jahren, in dem die Gesamtbiomasse um einen Wert von 1 mg/L schwankte, wurden die Abnahmen in den Biomassen einzelner Algengruppen durch Zunahmen in anderen Algengruppen, auch auf den Gattungs- und Artenebenen, ausgeglichen. Dabei bestanden individuelle und mit einsetzender Re-Oligotrophierung wieder umkehrbare Beziehungen der Biomassen der einzelnen Algengruppen zur Phosphorkonzentration. Während der Hochbiomassephase unterlag die Algenproduktivität vermutlich einer Reihe weiterer Limitierungen, die als indirekte Folgen der Überdüngung anzusehen sind. Lichtlimitierung tieferer Schichten des Epilimnions durch die hohen Zellzahlen in den oberen Bereichen der Wassersäule, eine höhere Herbivorendichte und die zeitweise, tiefenspezifische saisonale Limitierung durch weitere Nährstoffe wie Silikat oder Kohlenstoff wirkten auf die Algen und trugen zur Begrenzung der *carrying capacity* des Systems bei.

In Folge der Re-Oligotrophierungsmaßnahmen sank die Phosphorkonzentration mit fast derselben Rate, wie sie in den Jahren zuvor angestiegen war. Erst nachdem der Phosphor-Wintermischungswert um über die Hälfte gegenüber dem Maximum bei der Hocheutrophierung gefallen war, sank auch die Phytoplanktonbiomasse ab 1990 innerhalb weniger Jahre abrupt ab und pendelte sich anschließend auf einem weiteren stabilen Niveau von etwa 0,5 mg/L ein. Die Algenproduktivität wurde nun sehr deutlich von einer sich saisonal weiter verstärkenden Phosphorlimitierung gehemmt. Die Algenbiomasse im Bodensee wies somit eine klare nicht-lineare Beziehung zu den Phosphorkonzentrationen auf und steht damit – zumindest in ihrer Bedeutung für einen einzelnen, individuellen See – in einem Gegensatz zu den klassischen linearen Chlorophyll- bzw. Biomasse-Phosphor-Modellen.

Die auf der Jahresbiomasseebene festgestellten Veränderungen der relativen Anteile bei den taxonomischen bzw. funktionellen Algengruppen ergeben sich aus den im Jahresverlauf unterschiedlichen Reaktionen der einzelnen Taxa auf die Nährstoffbedingungen. Die stärksten Reaktionen auf das sich mit der Re-Oligotrophierung zunehmend ausweitende Zeitfenster saisonaler Phosphorlimitierung waren ein ganzjähriger Biomasserückgang bei den Grünalgen, ein Rückgang der Sommermaxima von Blaualgen und Conjugales, die Verschiebung der Dominanz zwischen den Diatomeenordnungen Centrales und Pennales sowie eine Zunahme der Goldalgenbiomassen.

Der generelle Verlauf der saisonalen Algensukzession zeigte sich jedoch von den Nährstoffveränderungen recht unbeeinflusst, der Bodensee blieb während der gesamten betrachteten Zeitreihe geprägt von Frühjahrsblüten der Cryptophyceen und zentrischen Diatomeen und von sommerlichen Maxima pennater Diatomeen, Grünalgen und Cyanophyceen. Im Gegensatz dazu zeigte das Ausmaß der jahreszeitlichen Biomasseverteilung eine deutliche Abhängigkeit vom Trophiegrad. Die typische zweigipflige Verteilung der Algenmaxima auf Frühjahr und Sommer war am ausgeprägtesten während der eutrophen Phase, in der das Frühjahrsmaximum seine höchsten Werte erreichte. In den mesotrophen Phasen vor und nach dem Eutrophierungshöhepunkt lagen die Anteile zwischen beiden Maxima in etwa gleich hoch und die Klarwasserphase war deutlich ausgeprägt. Mit zunehmender Re-Oligotrophierung sank die innerjährliche Variabilität weiter und in den jüngsten Jahren der Zeitreihe ergab sich eine relativ uniforme Biomasseverteilung über die Vegetationsperiode ohne ausgeprägte saisonale Maxima und mit weniger stark ausgeprägtem Klarwasserstadium.

Obwohl das System Bodensee insbesondere auch von langfristigen Veränderungen der klimatischen Einflussfaktoren geprägt ist, die die Wassertemperaturverteilung und das Mischungsregime beeinflussen, wurde auf der Ebene der Primärproduzenten die Nährstoffvariabilität, und hier in erster Linie die zur Verfügung stehende Phosphorkonzentration, als der prägende Faktor identifiziert. Die Auswirkungen der Klimafaktoren beschränkten sich auf die zeitliche Verschiebung von Sukzessionsereignissen (Start der Frühjahrsblüte, Zeitpunkt des Klarwasserstadiums), könnten mit fortschreitender Klimaerwärmung aber in ihrer Bedeutung zunehmen. Eine Konstanz der Nährstoffkonzentrationen über die nächsten Jahre ergäbe die Möglichkeit, weitere Veränderungen in der Phytoplanktongemeinschaft mit der klimatischen Variabilität in Bezug zu bringen.

Die erfolgreiche Re-Oligotrophierung des Bodensees hat gezeigt, dass auf der Ebene der Phytoplanktongemeinschaft eine Umkehr der durch die erhöhte Nährstoffverfügbarkeit angestoßenen Trajektorien möglich ist, dass das System aber eine bemerkenswerte Fähigkeit zur Resilienz, d.h. Toleranz gegenüber Störungen, besitzt und durch kompensatorische Dynamiken innerhalb seiner funktionellen Gruppen seine Stabilität noch relativ lange aufrecht erhalten kann. Mithilfe von durch Monitoringmaßnahmen gewonnenen, zeitlich gut aufgelösten Daten zur Algenzusammensetzung können sich abzeichnende Verbesserungen des Ökosystemzustands jedoch bereits erkannt werden, bevor die Phytoplankton-Gesamtbiomasse reagiert. Sie liefern damit wertvolle Informationen für den Gewässerschutz.

Langzeitdatenreihen stellen daher eine wichtige Grundlage für die ökologische Grundlagenforschung dar und werden auch zukünftig zur Erforschung des menschlichen Einflusses auf Ökosysteme beitragen. Es sollte dabei jedoch immer berücksichtigt werden, dass diese Datenreihen ihre spezifischen Limitierungen aufweisen, vor allem in Bezug auf taxonomische Auswertungen und Fragestellungen zur Diversität, die mit steigender Länge der Zeitreihe verstärkt hervortreten können. Die diesbezüglichen Ergebnisse in der vorliegenden Arbeit können vielleicht helfen, auch ein Bewusstsein für diese speziellen Problematiken zu entwickeln.

Synopsis

Since 1965 the Institute for Lake Research in Langenargen has been collecting and archiving a phytoplankton time series for Upper Lake Constance on behalf of the International Commission for the Protection of Lake Constance (IGKB). Compared with other monitoring programmes, this data set is one of the longest, with the highest time and taxonomy resolution, for any European lake. At the Fischbach-Uttwil survey point, regular algae cell counts are carried out predominantly at two-weekly intervals and at species level where possible, enabling long-term changes in the abundance and seasonality of the phytoplankton community to be documented and also allowing more complex analyses of the community structure, changes in diversity and shifts in algae bloom in response to nutrient changes and climatic factors.

During the survey period (1965-2007) Lake Constance experienced a marked change in its trophic status and, based on the measured concentrations of the nutrients phosphate and nitrogen in particular, reverted from a meso-eutrophic lake during the 1960s and 1970s to a low-nutrient water body corresponding more to its natural state. The restoration measures were focussed on reducing the algae biomass by limiting phosphorus discharge into the lake. During the same period, changes in regional climate patterns were also observed in response to global atmospheric climate factors which determined the long-term variability of stratification timing and the start of the spring algae bloom due to the effect on water temperatures.

At all times during the survey period, the phytoplankton coenosis of Lake Constance was species rich, regardless of the trophic state of the lake, and was mainly characterised by diatom and cryptophyta species which together made up about half the annual average biomass. The species diversity of the Lake Constance phytoplankton increased synchronously with the re-oligotrophication, but the influence of dominant species on its diversity declined and therefore the species distribution developed more uniformly during the periods surveyed. The most commonly occurring species, *Erkenia subaequiciliata*, *Gymnodinium helveticum* and *Rhodomonas lens*, belonged to the golden algae, dinoflagellates and cryptophyta. The highest cell counts were recorded for small species of cyanobacteria and the most species-rich class was green algae. In the period of high biomass accompanying eutrophication and in a further ten-year phase of relative biomass stability, green and occasionally blue algae represented higher percentages of the total algae biomass. The re-oligotrophication led to some significant biomass losses in these specific phytoplankton groups. In contrast to these taxa, the golden algae biomass and the relative proportions of dinoflagellates and cryptophyta increased as re-oligotrophication progressed, which may be associated with the capacity of many representatives of these algae groups for mixotrophic nutrition in oligotrophic nutrient conditions.

Due to these rises and falls in the various algae groups, the phytoplankton biomass as a whole showed remarkable stability overall during the high biomass phase and was characterised by compensatory dynamics within the algae community. Over a period of some 25 years in which the total biomass fluctuated around a value of 1 mg/l, the decreases in the biomass of individual algae groups were balanced by increases in other groups, including at genus and

species level. There were individual correlations – reversible as re-oligotrophication began – between the biomass of the various algae groups and the concentrations of phosphorus. During the high biomass phase, algae productivity was presumably subject to a range of other limitations which should be considered as indirect consequences of over-application of fertiliser. Light limitation in deeper layers of the epilimnion due to the high cell counts in the upper layers of the water column, a higher herbivore density and the occasional depth-specific seasonal limitation due to other nutrients such as silicate or carbon impacted on the algae and helped to limit the carrying capacity of the system.

Following the re-oligotrophication measures, the phosphorus concentration decreased at almost the same rate as it had increased over the previous years. After the phosphorus winter mixing level had fallen by over half from the maximum at the time of high eutrophication, from 1990 the phytoplankton biomass also fell abruptly within a few years and then levelled off at a further stable level of some 0.5 mg/l. Algae productivity was then very clearly inhibited by a seasonally increasing phosphorus limitation. Therefore the algae biomass in Lake Constance had a clear non-linear correlation with the phosphorus concentrations and is unlike the conventional linear chlorophyll or biomass/phosphorus models.

The changes detected at annual biomass level in the relative proportions in the taxonomic and functional algae groups result from the different reactions of the individual taxa to the nutrient conditions over the year. The strongest reactions to the window of seasonal phosphorus limitation - which lengthened as a result of re-oligotrophication - were a year-round biomass decline in green algae, a decline in the summer maxima of blue algae and Conjugales, a dominance shift between the Centrales and Pennales diatom orders and an increase in golden algae biomass.

However, the general course of the seasonal algae succession was not at all affected by the nutrient changes and throughout the time series observed, Lake Constance remained characterised by spring blooms of cryptophyta and centric diatoms and summer maxima of pennate diatoms, green algae and cyanophyta. In contrast, the extent of the seasonal biomass distribution appeared heavily dependent on the trophic level. The typical bimodal distribution of the algae maxima over spring and summer was most pronounced during the eutrophic phase, when the spring maximum reached its highest values. In the mesotrophic phases before and after the eutrophication peak, the ratio of the two maxima was approximately unitary and the clear water phase was very pronounced. As re-oligotrophication increased, the variability over the year fell further, and in the most recent years of the time series, this resulted in a relatively uniform biomass distribution over the vegetation period without pronounced seasonal maxima and with a less distinct clear water stage.

Although the Lake Constance system is also particularly marked by long-term changes in the climate influencing factors, which affect the water temperature distribution and mixing regime, the nutrient variability, mainly in this case the phosphorus concentration available, was identified as the defining factor at primary producer level. The effects of the climate factors were limited to the time shifts in succession events (start of spring bloom, timing of clear water stage), but could increase in importance as global warming continues. Low variation in nutrient concentrations in the coming years would enable further changes in the phytoplankton community to be related to the climatic variability.

The successful re-oligotrophication of Lake Constance has shown that a reversal of the trajectories initiated by the increased nutrient availability is possible at phytoplankton community level, but that the system has a remarkable capacity for resilience, i.e. tolerance to disturbance, and can maintain its stability for quite a long period through compensatory dynamics within its functional groups. But by using high time resolution data on algae composition obtained by monitoring programmes, however, incipient improvements in the state of the ecosystem can be detected before the total phytoplankton biomass reacts, so that valuable information can be supplied for water management.

Long-term data series therefore represent an important foundation for the basic environmental research and will contribute to research on the human impact on ecosystems in the future. It is important to remember however that these data series are subject to specific limitations, particularly in relation to taxonomic analyses and diversity issues, and these may intensify as the length of the time series increases. The relevant results in this work may perhaps help to raise awareness of these specific problem areas.

Résumé

Sur mandat de la Commission internationale pour la protection des eaux du lac de Constance (IGKB), l'institut de recherches lacustres de Langenargen collecte et archive depuis 1965 des séries de données sur le phytoplancton du lac supérieur de Constance. Comparée à d'autres programmes d'observation, il s'agit de l'une des bases de données les plus complètes au fil du temps et offrant l'une des meilleures résolutions temporelle et taxonomique pour un lac d'Europe. Sur le site de Fischbach-Uttwil, les scientifiques procèdent régulièrement, en général toutes les deux semaines, à un comptage des cellules d'algues, si possible au niveau des espèces. Leurs travaux servent non seulement à consigner l'évolution sur le long terme de l'abondance et de la saisonnalité de la biocénose phytoplanctonique, mais permettent aussi d'analyser plus en détail la structure de cette biocénose, les modifications de sa diversité ainsi que les décalages des efflorescences algales en fonction des nutriments et de facteurs climatiques.

Durant la période d'observation (1965-2007), l'état trophique du lac de Constance a sensiblement changé. Si l'on considère les diverses concentrations mesurées dans l'eau, notamment des principaux nutriments que sont le phosphate et l'azote, le lac est passé d'un état mésotrophe à eutrophique (années 1960 et 1970) à une situation oligotrophe, plus proche de l'état naturel. Les mesures de réhabilitation ont visé avant tout à réduire l'apport de phosphore dans le lac, afin de réduire la biomasse algale. Durant la même période, les climats régionaux ont subi des changements sous l'effet de facteurs climatiques et atmosphériques globaux. Ces derniers influent ainsi sur la température de l'eau et contribuent à déterminer la variabilité à long terme de la période de stratification thermique et le début de l'efflorescence printanière.

Indépendamment de l'état trophique du lac, la biocénose phytoplanctonique a révélé une grande diversité durant la période d'observation. Elle se composait principalement de diatomées et de cryptophycées, qui représentaient en moyenne annuelle la moitié environ de la biomasse. Le retour du lac de Constance à un état oligotrophe a coïncidé avec un accroissement de la variété du phytoplancton, les espèces dominantes perdant de leur influence sur cette biodiversité et la répartition des espèces devenant plus régulière. Les espèces les plus présentes – *Erkenia subaequiciliata*, *Gymnodinium helveticum* et *Rhodomonas lens* – appartenaient aux familles des chrysophycées, des dinoflagellés et des cryptophycées. Les petites espèces de cyanobactéries atteignaient les nombres de cellules les plus élevés, tandis que les chlorophycées (algues vertes) présentaient la plus grande variété. A l'époque où la biomasse algale fut élevée, soit durant l'eutrophisation du lac et les dix années qui ont suivi, elle présentait une certaine stabilité et était en grande partie composée de chlorophycées et de cyanophycées. Le retour à un état oligotrophe a parfois sensiblement réduit la biomasse de ces groupes phytoplanctoniques. A l'inverse, alors que les caractéristiques oligotrophiques s'accroissaient, les chrysophycées gagnaient en biomasse et les dinoflagellés et les cryptophycées voyaient leurs parts relatives s'accroître. Cette évolution peut s'expliquer par la capacité de nombreux représentants de ces familles de se satisfaire d'une alimentation mixotrophe dans une situation oligotrophe.

Sous l'effet de l'accroissement et de la diminution de différents groupes d'algues, la biomasse phytoplanctonique totale a affiché une stabilité remarquable durant la période où elle fut éle-

vée, la biocénose algale étant marquée par une grande dynamique compensatoire. Pendant 25 années environ, au cours desquelles la biomasse totale a avoisiné 1 mg/l, la diminution de la biomasse de certains groupes d'algues a été compensée par l'accroissement d'autres groupes, la compensation intervenant également au niveau des genres et des espèces. Pour différents groupes d'algues, on a alors observé des rapports caractéristiques entre biomasse et concentration de phosphore, rapports que le retour à un état oligotrophe a parfois inversés. Durant la période marquée par une forte biomasse phytoplanctonique, la productivité des algues a sans doute été restreinte par une série d'autres facteurs que l'on peut considérer comme des conséquences indirectes de la surfertilisation: moins de lumière dans les couches profondes de l'épilimnion en raison du nombre élevé de cellules dans la partie supérieure de la colonne d'eau, densité accrue d'herbivores et limitation saisonnière, temporaire et parfois fonction de la profondeur, due à la présence d'autres nutriments tels que le silicate et le carbone. Ces divers facteurs ont exercé une influence sur les algues et ont contribué à restreindre la capacité limite (*carrying capacity*) du système.

Sous l'effet des mesures d'oligotrophisation, la concentration de phosphore diminué presque aussi rapidement qu'elle avait augmenté. Ce n'est toutefois que lorsque les valeurs de phosphore ont, après le brassage hivernal, diminué de plus de moitié par rapport au maximum atteint durant la phase eutrophique, que la biomasse planctonique s'est abaissée elle aussi. A partir de 1990, elle a enregistré une nette baisse en quelques années, avant de se stabiliser aux environs de 0,5 mg/l. Depuis lors, la productivité algale a été nettement entravée par la réduction des concentrations de phosphore, réduction qui s'est accentuée au fil des saisons. La biomasse algale du lac de Constance a affiché un rapport manifeste, mais non linéaire, avec les concentrations de phosphore. Elle s'est ainsi distinguée, du moins dans son rôle pour ce lac précis, des rapports linéaires classiques observés entre chlorophylle et phosphore ou entre biomasse et phosphore.

Si les parts relatives des groupes d'algues taxonomiques ou fonctionnels ont varié dans la biomasse annuelle, c'est que les divers taxons réagissent de manière différente aux concentrations de nutriments. Durant l'oligotrophisation, l'allongement de la fenêtre saisonnière où le phosphore était moins disponible a surtout engendré les réactions suivantes: réduction de la biomasse des chlorophycées durant toute l'année, diminution des maximums estivaux des cyanophycées et des *conjugaes*, changement des rapports de dominance entre les ordres de diatomées *centrales* et *pennales*, augmentation de la biomasse des chrysophycées.

L'évolution des concentrations de nutriments n'a toutefois guère modifié la succession générale des algues au fil des saisons: durant toute la période considérée, le phytoplancton du lac de Constance a été marqué par les efflorescences printanières de cryptophycées et de diatomées *centriques* et par les maximums estivaux de diatomées *pennales*, de chlorophycées et de cyanophycées. A l'inverse, la répartition saisonnière de la biomasse était clairement déterminée par le degré trophique du lac. La répartition typique comprenant deux pics (au printemps et en été) était particulièrement prononcée durant la phase eutrophique, période à laquelle les maximums printaniers ont atteint leurs valeurs les plus élevées. Durant les phases mésotrophiques (avant et après la période eutrophique maximale), les parts entre les deux maximums affichaient des niveaux à peu près équivalents et la phase des eaux claires était nettement perceptible. Le retour à un état oligotrophe a encore réduit la variabilité annuelle. Les données relevées ces dernières années révèlent une répartition assez uniforme de la biomasse sur

l'ensemble de la période de végétation, une absence de grands pics saisonniers et une phase des eaux claires moins marquée.

Bien que l'écosystème du lac de Constance soit également déterminé par l'évolution à long terme de facteurs climatiques qui influent sur la répartition des températures de l'eau et le régime de brassage, les observations ont montré que la production primaire dépend de la variation des nutriments en présence, principalement de la concentration de phosphore. Jusqu'ici, les facteurs climatiques ont certes eu pour seul effet de décaler la succession de certains phénomènes (début de l'efflorescence printanière, période de la phase des eaux claires). Leur influence pourrait néanmoins s'accroître si le réchauffement du climat se poursuit. Si les concentrations de nutriments demeurent constantes ces prochaines années, il sera possible d'établir un lien entre variations climatiques et modifications de la biocénose phytoplanctonique.

Le succès des mesures d'oligotrophisation du lac de Constance a montré qu'il est possible d'inverser les modifications de la biocénose phytoplanctoniques engendrées par un accroissement des nutriments disponibles, mais aussi que l'écosystème présente une résilience (capacité de s'adapter aux perturbations) remarquable, car des dynamiques compensatoires au sein de ses groupes fonctionnels lui permettent de préserver sa stabilité sur une période relativement longue. En disposant, grâce au programme d'observation, de données d'une résolution élevée sur la biocénose algale, il est possible d'identifier les améliorations futures de l'état de l'écosystème avant même que la biomasse phytoplanctonique totale ne réagisse, et de fournir ainsi de précieuses informations pour la gestion des milieux aquatiques.

Les séries de données recueillies sur le long terme constituent dès lors une base essentielle pour la recherche fondamentale en écologie et continueront à être utilisées dans les études consacrées à l'influence de l'homme sur les écosystèmes. Il importe toutefois de se souvenir en tout temps que l'utilité de ces séries de données a aussi des limites, notamment pour ce qui est de l'évaluation taxonomique et des questions portant sur la diversité, ces questions s'imposant de plus en plus avec l'allongement de la période d'observation. Les résultats présentés ici aideront peut-être les scientifiques à prendre conscience de ces problèmes particuliers.

1 Einleitung und Aufgabenstellung

1.1 Die Untersuchungen des Phytoplanktons im Bodensee

Der Bodensee ist nach dem Genfer See der größte See in Mitteleuropa und sein Ökosystem hat eine überregionale Bedeutung, vor allem für die Trinkwasserversorgung von etwa 5 Millionen Menschen in den drei Anrainerstaaten, und als Lebensraum für eine Vielzahl von Tier- und Pflanzenarten. Wirtschaftliche Bedeutung hat der Bodensee für die Fischereiwirtschaft mit einem jährlichen Ertrag von etwa 700 Tonnen Fisch (IBKF 2010), ebenso wie für touristische und Naherholungszwecke und als Transportweg. Dabei sind der Zustand des Sees und die Wasserqualität, auch im Vergleich mit den anderen großen voralpinen Seen, bemerkenswert gut, was allerdings nicht immer der Fall war. So erfuhr der Bodensee mit steigenden Bevölkerungszahlen in seinem Einzugsgebiet, der Verwendung von Mineraldüngern und phosphathaltigen Detergentien seit ca. 1930 sowie der steigenden industriellen Entwicklung in den Anrainerstaaten seit den 1950er Jahren eine zunehmende Nährstoffbelastung. Speziell die Einleitung ungeklärter Haushalts- und Industrieabwässer aus den umliegenden Gemeinden führte in ihrer Summe zu einer starken Eutrophierung des Gewässers (Güde & Gries 1998). Daher schlossen sich 1959 die Institute und Fachstellen der Anliegerstaaten bzw. -kantone zum Schutz des Sees und zur Koordinierung der Wiederherstellung eines umweltverträglichen Zustands in der *Internationalen Gewässerschutzkommission für den Bodensee (IGKB)* zusammen, in deren Auftrag das Institut für Seenforschung in Langenargen seit 1965 ein Langzeit-Monitoringprogramm zur regelmäßigen Überwachung limnologischer Parameter des Bodensees durchführt. Auf der Basis eines Übereinkommens zum Schutz des Bodensees gegen Verunreinigung hat die IGKB zudem schon 40 Jahre vor Einführung der Europäischen Wasserrahmenrichtlinie (EU 2000) eigene Richtlinien für die Wiederherstellung und zukünftige Reinhaltung des Bodensees verabschiedet, die in allen Anliegerstaaten zur Anwendung gelangten. Während vormals der Reparaturgedanke, d.h. die Beseitigung bereits bestehender Belastungsquellen, das Handeln bestimmt hat, steht seit 1987 neben den weiterhin nötigen Sanierungsmaßnahmen für die IGKB das Vorsorgeprinzip im Rahmen eines ganzheitlichen Gewässerschutzes im Vordergrund.

Die Ziele der Maßnahmen lagen in der Reduktion der externen Zufuhr von Nährstoffen, hierbei vor allem des Phosphats, mit der Absicht, dadurch die Sauerstoffverhältnisse im Tiefenwasser verbessern sowie das Ausmaß der Algenproduktion (Abb. 1.1), insbesondere von potentiell toxinbildenden Blaualgenarten, verringern zu können. Diese Ziele sollten hauptsächlich durch die Installation von Wasseraufbereitungsanlagen erreicht werden. 1980 (Deutschland und Österreich) bzw. 1986 (Schweiz) traten Verordnungen zur Verringerung der Phosphatgehalte in Haushaltswaschmitteln in Kraft (PHöchstMengV), ebenfalls mit dem Ziel, die Einträge über das Abwasser in natürliche Gewässer zu reduzieren. Infolgedessen ging die Phosphorkonzentration im Freiwasser des Bodensees seit den 1980er Jahren kontinuierlich zurück und betrug in der jüngsten Zeit gerade noch ein Zehntel der Höchstbelastung zu Ende der 1970er Jahre. Mit Blick auf die weitere Nährstoffentwicklung im Bodensee wird die Herausforderung der kommenden Jahre daher verstärkt darin liegen, mögliche Auswirkungen des immer offensichtlicher werdenden Klimawandels auf den Nährstoffgehalt des Sees, z.B.

durch prognostizierte häufigere Extremwetterereignisse und damit verbundene Veränderungen in Höhe und Zeitpunkt von Nährstofffrachten, und Gefahren für die Trinkwasserversorgung rechtzeitig zu erkennen.



Abbildung 1.1: Algenteppiche im Freiwasser und Litoral während des eutrophen Zustands des Bodensees in den 1970er Jahren © Reiner Kümmerlin

Die Bewertung des ökologischen Gewässerzustands basiert auf Messungen der chemisch-physikalischen Umweltparameter sowie auf limnologischen Untersuchungen zur Abundanz von Gewässerorganismen. Die routinemäßigen Untersuchungsergebnisse jedes Seenjahres werden von der IGKB in einem jährlichen *Bericht über den limnologischen Zustand* veröffentlicht („*Grüne Reihe*“). Desweiteren wird in einer zweiten Reihe von Berichten („*Blau Reihe*“) in einem etwas größeren zeitlichen Abstand auf aktuelle Forschungsergebnisse und Sonder-Messkampagnen eingegangen. Zwei umfassendere Berichte zur Entwicklung des Phytoplanktons im Bodensee-Obersee erschienen seither in der *Blauen Reihe*, deren aktuellster im Jahre 1989 veröffentlicht wurde und die Phytoplanktonentwicklung im Zeitraum von 1965 bis 1986 abdeckt (IGKB 1989). In dem hier vorliegenden neuen Bericht soll die Langzeit-Entwicklung der Phytoplanktongemeinschaft im Bodensee darüber hinausgehend bis zum Jahr 2007 unter Berücksichtigung der sie hauptsächlich beeinflussenden Faktoren der „*Nährstoffentwicklung*“ und des „*Klimawandels*“ dargestellt und somit erstmalig auch die Reaktion der Algen auf die weiter vorangeschrittene Re-Oligotrophierung untersucht werden, mit spezieller Betrachtung der Veränderungen in der Saisonalität des Phytoplanktons. Das einen Zeitraum von mehr als 40 Jahre umfassende Datenmaterial eröffnet somit die Möglichkeit, eine Reihe interessanter Fragestellungen für die ökologische Grundlagenforschung zu bearbeiten, von denen einige Ergebnisse in diesen Bericht einbezogen werden.

Historische Phytoplankton-Beprobungen des Bodensees

Der Bodensee ist bereits seit den Anfängen der Limnologie - nicht zuletzt auch durch die über 80jährige Arbeit des ISF - ein gut untersuchtes Gewässer (Elster 1974) und so liegen erste Untersuchungen der planktonischen Algenentwicklung schon seit 1896 (Schröter & Kirchner 1896) und regelmäßiger seit den 1920er Jahren vor (siehe z. B. Grim 1939). Vor allem die qualitativen Beschreibungen von Auerbach et al. (1924, 1926) zur Periodizität des Phytoplanktons geben Einblicke in eine dem ursprünglichen Zustand wohl noch recht nahekommende Phytoplanktonzusammensetzung und die dominierenden Arten vor dem gravierenden Anstieg der Eutrophierung. Verlässlichere quantitative Phytoplanktonanalysen waren erst nach der Entwicklung der Umkehrmikroskopie durch Utermöhl (1953) möglich, aus dieser Zeit gibt es erste Beprobungen durch Grim (1955, 1967) und Lehn (1960, 1962). Beim direkten Vergleich der historischen Artenzusammensetzungen des Phytoplanktons mit heutigen Daten ist allerdings zu bedenken, dass die technische Auflösung der damals verwendeten mikroskopischen Ausstattung nicht den heutigen Möglichkeiten entspricht und daher die damaligen Zähllisten vor allem in Bezug auf kleine Arten als nicht vollständig anzusehen sind. In den häufig für die Rekonstruktion von historischen Algengesellschaften herangezogenen Sedimentproben wiederum erhalten sich hauptsächlich die Überreste verkieselter Diatomeenarten, daher sind länger zurückreichende paläolimnologische Analysen der Artenzusammensetzung immer auf diese überdauernden Formen beschränkt. Aus diesem Grunde bieten die historischen Angaben zur qualitativen Artenzusammensetzung der frühen limnologischen Untersuchungen während eines noch weitgehend nährstoffarmen und naturnahen Zustands des Bodensees die Möglichkeit, den Wandel in der Phytoplanktonstruktur im Zuge der Eutrophierung und Re-Oligotrophierung auch für einige andere Algengruppen zu vergleichen, die sich nicht im Sedimentarchiv finden. Ein Überblick über diese ersten Planktonuntersuchungen und weitere vertiefende und detaillierte Informationen zu den historischen Phytoplanktonbeprobungen des Bodensees finden sich im ersten *Blauen Bericht* der IGKB (1963) sowie in den Arbeiten von Reiner Kümmerlin (1991, 1998 und IGKB 1989).

1.2 Ökologie des Phytoplanktons

Definition und Rolle des Phytoplanktons

Als Phytoplankton (altgriechisch φυτόν *phytón* „Pflanze“; altgriechisch πλαγκτόν *planktón* „das Umherirrende“; wörtlich: „Pflanzen-Plankton“) wird die Gesamtheit der photoautotrophen, im Freiwasser schwebenden Mikroalgen bezeichnet. Neben einem Teil, der systematisch zu den Bakterien (Cyanobakterien) gehört, zählen zum Phytoplankton die morphologisch und physiologisch vielfältigen eukaryotischen Einzeller aus dem Reich der Pflanzen (*Plantae*, hauptsächlich Grünalgen, Zier- und Schmuckalgen) und weitere, nicht näher miteinander verwandte, ebenfalls zur oxygenen Photosynthese befähigte Protisten (hauptsächlich Kiesel-, Gold- und Panzeralgen). Zum Gesamtbegriff des „Planktons“ werden neben dem genannten Phytoplankton zudem das heterotrophe Bakterioplankton, also Bakterien, die vom Abbau organischer Substanz leben, sowie herbivores und carnivores Zooplankton (Krebstiere, Rädertiere) und heterotrophe Einzeller (u.a. Ciliaten) gezählt.

In der Rolle der Primärproduzenten des aquatischen Nahrungsnetzes setzen die Mikroalgen unter Nutzung der Sonnenenergie energiearme, anorganische Stoffe in energiereiche, organische

Substanzen in Form von Biomasse um (Photosynthese). Dabei erbringt das Phytoplankton der Meere, Standgewässer und Flüsse zusammengenommen fast die Hälfte der globalen Primärproduktion (Falkowski et al. 2004), also einen dem Beitrag der terrestrischen Pflanzen vergleichbaren Anteil (z. B. Field et al. 1998).

Neben seiner Funktion als autochthone Grundlage des pelagischen Nahrungsnetzes erfüllt das Phytoplankton weitere wichtige Funktionen für die aquatischen Stoffkreisläufe, indem es z. B. zur Sauerstoffproduktion in den oberen lichtdurchfluteten Wasserschichten oder zur Sedimentation und Verfrachtung von Nährstoffen auf den Seegrund beiträgt. Je nach Gewässerzustand und in Abhängigkeit von maßgeblichen Umweltparametern wie dem Gewässertyp, der Nährstoffsituation, dem pH-Wert und anderen Faktoren, stellen sich quantitativ und in ihrer Zusammensetzung qualitativ verschiedenartige Phytoplanktongemeinschaften ein.

Faktoren, die das Phytoplankton beeinflussen und ihre saisonale Dynamik

Neben der die Photosynthese der Algen antreibenden Sonnenenergie ist das Vorhandensein gelöster Nährstoffe im Wasser Grundvoraussetzung für das Algenwachstum. Die wichtigsten Elemente für den Aufbau von pflanzlicher Biomasse sind die drei essentiellen Makronährstoffe Kohlenstoff, Phosphor und Stickstoff, deren Vorkommen in natürlichen aquatischen Ökosystemen im jahreszeitlichen Verlauf in der Regel einer zeitweisen Limitierung unterworfen ist. Weil die gelösten Verbindungen dieser Stoffe von den Organismen schnell umgesetzt werden, liegen daher insbesondere Phosphor und Stickstoff in Gewässern in der Regel nur in begrenzten Konzentrationen vor und können deshalb das Wachstum von Pflanzen limitieren (Lampert & Sommer 1999). Phosphor ist als essentieller Nährstoff für die Pflanzenproduktion viel häufiger Minimumfaktor als Stickstoff; die Eutrophierung von Seen beruht in erster Linie auf der Zunahme der Phosphate (Lampert & Sommer 1999, Sommer et al. 1986). Für Kieselalgen spielt zudem die saisonale Verfügbarkeit von Silikat eine wichtige Rolle (Sommer 1984). Bei einem Stickstoffminimum in der produktiven Wasserschicht wiederum können zur Fixierung von atmosphärischem Stickstoff befähigte Blaualgenarten Vorteile in der Algengemeinschaft erlangen.

Die bei einer Beprobung ermittelbare Biomasse (*standing stock*) des Phytoplanktons hängt allerdings nicht nur von der Verfügbarkeit der Nährstoffe und der Lichtmenge ab, sondern wird auch durch Sedimentationsprozesse (Absinken in nicht durchlichtete Bereiche der Wassersäule) und die Abweidetätigkeit (*grazing*) des herbivoren Zooplankton reguliert.

Ebenso wie die terrestrischen Lebenswelten der mittleren Breitengrade stehen auch die aquatischen Ökosysteme unter dem Einfluss einer saisonalen Dynamik, die den jahreszeitlichen Verlauf der Sonneneinstrahlung durch eine charakteristische Temperaturentwicklung widerspiegelt und die produktive Phase des Jahres auf ein bestimmtes Zeitfenster beschränkt. Die Temperaturverläufe in aquatischen Ökosystemen unterliegen dabei im Allgemeinen aufgrund der hohen spezifischen Wärmekapazität des Wassers einer geringeren Schwankungsbreite als terrestrische Systeme. In tiefen Seen ist die Phytoplanktonproduktion hauptsächlich eine Funktion der Lichtverfügbarkeit und damit abhängig von den Temperaturverläufen und dem Einsetzen der Stratifizierung (Sverdrup 1953, Sommer 1986, Peeters et al. 2007).

Die typischen Jahresverläufe der Algensukzession (Reynolds 1984, Sommer et al. 1986) und ihre meteorologische Abhängigkeit in großen und tiefen Gewässern wie den Voralpenseen sind gut untersucht. Aufgrund der winterlichen Homothermie bei etwa 4°C besteht keine Mischungsbarriere und die Nähr- und Schwebstoffe werden über die ganze Wassersäule gleichmäßig verteilt. Umgekehrt bedeutet das für die Algen trotz der im jahreszeitlichen Vergleich besten Nährstoffversorgung je nach Tiefe des Gewässers und ihrer Verweildauer in den dunkleren Bereichen der Wassersäule einen Wachstumsstillstand aufgrund der erheblichen Lichtlimitierung. Erst mit Erhöhung der Sonneneinstrahlung im Frühjahr und der Erwärmung des Oberflächenwassers bildet sich eine thermische Schichtung des Wasserkörpers in ein warmes Epilimnion und ein kaltes Hypolimnion aus. Die weitere Intensivierung der Sonneneinstrahlung bis zum Sommer verstärkt diese Stratifizierung, so dass planktonische Organismen nur noch in der obersten, lichtdurchfluteten Wasserschicht zirkulieren. Die Aufhebung der Lichtlimitierung führt zu starkem Algenwachstum, in der Folge aber auch zur Verknappung gelöster Nährstoffe, weil die Schichtung den Austausch und Stoffnachschub aus der darunterliegenden Wassersäule in die trophogene Zone unterbindet. Abhängig von der Menge der zu Beginn der Vegetationsperiode verfügbaren Nährstoffe halten diese nicht über die gesamte Vegetationsperiode vor und es kommt in deren Verlauf zur Limitierung einzelner Nährstoffe. Gegen Ende der Vegetationsperiode sinken im Herbst die Wassertemperaturen wieder und die Schichtungsstabilität lässt nach, wodurch sich zwar die Nährstoffverfügbarkeit durch Nachschub aus den tieferen Zonen erhöht, gleichzeitig aber die Lichtlimitierung wieder zunimmt.

Neben dieser Begrenzung des Algenwachstums durch die Verfügbarkeit von Nährstoffen und Licht (*bottom-up control*) wird die Algenbiomasse durch das herbivore Zooplankton kontrolliert (*top-down control*). Das Zooplankton ist selbst in algenreichen Seen im Frühsommer in der Lage, den größten Teil der Algen abzuweiden und dadurch die Frühjahrsblüte zu beenden und das vorübergehende Klarwasserstadium zu induzieren (Sommer et al. 1986). Diese jährlich wiederkehrende saisonale Abfolge von wechselnden Umweltbedingungen und die durch die Algenaktivität induzierten Schwankungen der Nährstoffverfügbarkeit und Herbivorenzahl beeinflussen das Aufkommen und Wachstum von unterschiedlich wettbewerbsstarken Algenarten (Tilman *et al.* 1982), so dass sich neben der Algenbiomasse auch die Artenzusammensetzung einer Phytoplanktongemeinschaft kontinuierlich verändert (Tilman 1977, Sommer 1983). Diese Eigenschaft entspricht der Sukzession (von lat. „*nachrücken*“) terrestrischer Ökosysteme (Smayda 1980), mit dem Unterschied, dass die Ausbildung einer längerfristigen Klimaxgesellschaft durch die zyklische, d.h. jährlich wiederkehrende Abfolge der Umweltbedingungen unterbunden wird (Harris 1986). Im jahreszeitlichen Verlauf unterliegt die Algenentwicklung und -biomasse daher unterschiedlichen Limitierungsfaktoren. So kommt es innerhalb der Phytoplanktongemeinschaft im Frühsommer durch den Fraßdruck des jedes Jahr erneut erstarkenden herbivoren Zooplanktons alljährlich zu einer Dominanzverschiebung von gut fressbaren zu schlecht fressbaren Algen, die der Abweidung entgehen können (Sommer et al. 1986, Sterner 1989). Im Sommer dagegen werden die Nährstoffe, insbesondere der gelöste Phosphor, durch fraßresistente Algenarten aufgezehrt, wodurch das weitere Algenwachstum limitiert wird (Sommer et al. 1986). Die höchsten Algenbiomassen werden in einem tiefen See wie den Voralpenseen demnach nach einem zweigipfeligen Muster im Frühjahr und im Sommer erreicht.

Algengruppen und funktionelle Gruppen

Die verschiedenen taxonomischen Algengruppen unterscheiden sich hinsichtlich morphologischer und physiologischer Kriterien, vor allem in ihrer Größe (Pico-, Nano-, Netzplankton), Form (runde, zylindrische oder stachelige Zellen), Begeißelung, Nährstoffansprüche oder Pigmentausrüstung (Reynolds 2006). Insbesondere die spezifischen Leitzpigmente der einzelnen Algengruppen, aus deren Zusammensetzung Abstammungs- und Verwandtschaftsableitungen möglich sind, erlauben den einzelnen Algengruppen die individuelle Einnischung in der verschiedenen Tiefen der Wassersäule und die Abgrenzung voneinander. Die jahreszeitliche Kombination der abiotischen und biotischen Faktoren wirkt somit selektiv und begünstigt das Auftreten saisonal unterschiedlicher Phytoplanktonarten. So können die Artenzusammensetzung der Algen, ihre Häufigkeit, die Dynamik der Sukzession und das Auftreten bestimmter Indikatorarten einen Hinweis auf die zugrundeliegenden ökologischen Faktoren und den Zustand des Sees geben. Prinzipiell können die meisten Algenarten vom Zooplankton filtriert und verwertet werden, sie unterscheiden sich aber in ihrer Qualität als Futter. So gelten beispielsweise Cyanobakterien aufgrund der Ausbildung von langkettigen Filamenten und toxischen Abwehrstoffen als weniger geeignete Nahrung als Grünalgen, Cryptophyceen und die kleinen zentrischen Diatomeen. Somit wird die Phytoplanktonzusammensetzung im saisonalen Verlauf auch durch die selektive Abweidetätigkeit der Zooplankter beeinflusst (Sterner 1986, Sterner 1989). Funktionelle Typen sind Gruppen von Algen, die ähnliche Umweltansprüche haben und auf ähnliche Weise auf das Ökosystem zurückwirken (Weithoff 2003). Die taxonomischen Algengruppen entsprechen daher aufgrund ihrer oben beschriebenen charakteristischen Eigenschaften und einer größeren Ähnlichkeit innerhalb ihrer Gruppe als zwischen den Gruppen, z. B. in Bezug auf Größenklassen, ökologische Ansprüche und Qualität als Futter, auch funktionellen Gruppen im weiteren Sinne (Litchman et al. 2007). Die unterschiedlichen funktionellen und ökophysiologischen Strategien spiegeln sich auch in der Artendiversität des Phytoplanktons wider.

Artenzahl und Diversität

Die Biodiversität von Lebensgemeinschaften gehört zu den am intensivsten untersuchten Themenbereichen in der Ökologie. Insbesondere Studien über den Zusammenhang von menschlichem Einfluss auf Ökosysteme und Verlust von Artenvielfalt haben in den letzten Jahrzehnten einen hohen Stellenwert erlangt (Lampert & Sommer 1999). Diversitätsstudien bei aquatischen Systemen haben weniger den Artenschwund zum Thema, sondern untersuchen vor allem Fragestellungen nach Zusammenhängen zwischen der Artenzahl und Ökosystemfunktionen wie der Stabilität oder Produktivität von Artengemeinschaften. Diversität beschreibt zumeist ein quantitatives Maß für die Artenzusammensetzung unter Berücksichtigung der Anzahl und der Häufigkeit der in einem Lebensraum vorkommenden taxonomischen Einheiten (Legendre & Legendre 1998). Komplexe Lebensräume gehen häufig mit hoher Artendiversität einher. Dieser für viele terrestrische Lebensräume geltende Zusammenhang führte aufgrund des vermeintlich einfach strukturierten pelagischen Lebensraums zur Frage nach dem *Paradoxon des Planktons* (Hutchinson 1961): „Warum leben so viele Algenarten in einem scheinbar homogenen Habitat?“ Aufgrund saisonaler Variabilität, Einnischung von Artengruppen mit an unterschiedliche Lichtverhältnisse angepasster Pigmentausrüstung (Tie-

fenzonierung) und häufige Mischung durch stochastische meteorologische Ereignisse ist das Pelagial allerdings eigentlich ein heterogener Lebensraum (Scheffer et al. 2003). Auch die Konkurrenz der Arten um Ressourcen erhöht die räumliche Heterogenität, indem sie chaotische Oszillationen induziert, in deren Verlauf immer andere Taxa mit spezifischen Nährstoffansprüchen, Wachstumsraten oder Lichtansprüchen dominieren (Huisman & Weissing 2001), sodass letztlich die Koexistenz vieler Arten möglich ist.

Die tatsächliche Artenvielfalt des Phytoplanktons erschließt sich erst unter dem Mikroskop. Dabei kann zwar verhältnismäßig leicht ein Wert für die Artenanzahl in einer Probe bestimmt werden, dieser hängt für planktonische Systeme jedoch stark vom Stichprobenumfang und der Häufigkeit der Probenahmen ab. In geringen Dichten vorkommende Arten werden seltener erfasst als die dominierenden Arten. Viele Diversitätsindizes beziehen daher in unterschiedlichem Ausmaß die Äquitabilität mit ein, d.h. wie gleichmäßig sich die Zellzahlen auf die identifizierten Arten verteilen (Lampert & Sommer 1999). Dabei erhalten dominante Arten ein höheres Gewicht, während seltene Arten den Diversitätsindex weniger beeinflussen, so dass sich die Ausgeglichenheit der Planktonartenverteilung und ihre Veränderung mit veränderten ökologischen Bedingungen beurteilen lassen. Solche Diversitätsindizes werden genutzt, um Artengemeinschaften verschiedener Zeitpunkte und Systeme miteinander zu vergleichen. Metaanalysen, die den Artenreichtum einer Vielzahl von Seen über ein breites Spektrum der trophischen Zustände untersuchten, belegen ein Diversitätsmaximum im oligo- bis mesotrophen Bereich (Padisak 2004), während sehr eutrophe Seen von wenigen Arten dominiert werden (Jeppesen et al. 2005). Hier sollen insbesondere die Entwicklung der Phytoplanktondiversität mit der saisonalen Sukzession sowie der Zusammenhang der Diversität mit der langfristigen Entwicklung der Phytoplanktongemeinschaft und ihrer Stabilität untersucht werden.

1.3 Auswirkungen anthropogener Einflüsse auf die Phytoplanktonzusammensetzung

Die Verschmutzung von Gewässern ist ein bedeutender und gegenwärtiger Bestandteil der globalen, durch die Aktivität des Menschen bedingten Veränderungen der Umwelt. Dabei spielt die Eutrophierung, also die Folgeerscheinungen der vermehrten Zufuhr von Nährstoffen in aquatische Systeme durch Einleitung von unzureichend geklärten Siedlungs- und Industrieabwässern sowie aus diffusen Zuflüssen von landwirtschaftlich genutzten Flächen, eine erhebliche Rolle und beeinflusst die Entwicklung, Zusammensetzung und natürliche Sukzession des Phytoplanktons. Weil das Algenwachstum hauptsächlich durch die Verfügbarkeit des Elements Phosphor limitiert ist, hat dessen erhebliche Zufuehrerhöhung, die als Hauptmerkmal von Eutrophierungsprozessen gilt, eine vermehrte Primärproduktion zur Folge. Höhere Algenbiomassen sind die auch für einen Laien erkennbaren Anzeichen der Überdüngung eines Gewässers. Die Mechanismen der eutrophierungsinduzierten Veränderungen in der Zusammensetzung des Phytoplanktons erlangten in den letzten Jahrzehnten erhebliches wissenschaftliches Interesse. Oftmals ist der Prozess der zunehmenden Eutrophierung allerdings weniger gut untersucht als die Veränderungen infolge der mittlerweile vielerorts erfolgreichen Re-Oligotrophierungsmaßnahmen, die von entsprechenden Monitoringprogrammen begleitet wurden. Es wurde im Rahmen dieser Forschungen eine Vielzahl von quantitativen Beziehungen für die Reaktion von Algenbiomassen und Chlorophyll-Konzentrationen auf Nährstoffveränderungen veröffentlicht, siehe Dillon & Riegler (1974), Schindler (1977), Vollenweider

& Kerekes (1982), Watson et al. (1992) und andere. Allerdings stellen diese Beziehungen, die auf Daten einer ganzen Reihe von Seen und Seetypen basieren, keine verlässliche Methode dar, die Reaktion eines einzelnen Sees zu erklären oder die Effektivität seiner Sanierung genau vorherzusagen (Reynolds et al. 2012), weil individuelle Faktoren wie der zeitliche Verlauf der Nährstoffsanierung, lokale Klimabedingungen, morphologische Charakteristika des untersuchten Sees oder die Wasseraufenthaltszeit die erwarteten Muster trotzdem überlagern können. Der unterschiedliche Verlauf der Sanierungsmaßnahmen beim Obersee des Bodensees und seinem Untersee zeigt, welche Bedeutung der Seetypus selbst bei miteinander verbundenen Wasserkörpern haben kann (IGKB 2007).

Gewässerschutzmaßnahmen haben vor allem die Reduktion der Phosphoreinträge zum Ziel, um die Algenbiomasse und unerwünschte Blüten potentiell schädlicher Algen zu regulieren. Die mittlerweile fast vollständige Klärung der Haushalts- und Industrieabwässer in den wirtschaftlich entwickelten Ländern, insbesondere nach Errichtung von Phosphatfällungsanlagen, sowie die Verbote der Beimengung von Phosphaten in Waschmitteln führten folglich für die meisten großen europäischen Seen zu einer Verbesserung des Gewässerzustands gegenüber den 1970er Jahren. Zukünftig im Fokus der Restaurierungsmaßnahmen bleiben weiterhin noch eine Vielzahl kleinerer Seen, die im direkten Einflussbereich von landwirtschaftlichen Düngeeinträgen (z. B. durch Erosion, Regenauswaschung) liegen (EU 2000). Zudem bleibt mit der Reduzierung der Stickstoffeinträge auch eine weitere Aufgabe für das Gewässermanagement. Die in Europa, in Nordamerika und Japan gewonnenen Erkenntnisse können dazu beitragen, auch die Gewässerqualität in Entwicklungs- und Schwellenländern zu verbessern oder gar Beeinträchtigungen der Gewässer durch die industrielle Entwicklung im Voraus zu vermeiden bzw. abzumildern.

Neben weiteren hydrologischen Veränderungen, z. B. des Wasserspiegels, spielen für das ökologische Gefüge in Seen besonders auch die Veränderungen der klimatischen Rahmenbedingungen eine wichtige Rolle. Es bestehen gute Gründe anzunehmen, dass die unverändert steigende anthropogene CO₂-Freisetzung in die Atmosphäre bisher schon und in der weiteren Zukunft mit einem Anstieg der mittleren Jahrestemperaturen in einem Zusammenhang steht (IPCC 2007). Die Wassertemperaturen von mitteleuropäischen Seen standen in einem schnellen und synchronen Zusammenhang (Straile & Adrian 2000, Straile et al. 2003) mit klimatischen Änderungen großräumiger klimatischer Prozesse wie der Nordatlantischen Oszillation (NAO, Hurrell 1995) und werden dementsprechend auch auf langfristige Klimatrends reagieren (Adrian et al. 2009). Es wurde für eine Reihe limnischer Ökosysteme gezeigt, dass langfristige Veränderungen die Planktondynamik beeinflussen können (Straile & Adrian 2000, Blenckner et al. 2007, Adrian et al. 2009, Tadolnéke 2010) und dass eine Erwärmung das Algen-, insbesondere das Blaualgenwachstum, begünstigen kann (Pearl & Huismann 2008). Weiterhin können die Auswirkungen veränderter klimatischer Bedingungen zu einer Entkopplung der eingespielten Beziehungen zwischen den verschiedenen trophischen Ebenen führen (Cushing 1995, Winder & Schindler 2004, Seebens et al. 2009), mit der Gefahr bleibender Beeinträchtigung der Nahrungsnetze und wirtschaftlicher Einbußen z. B. in der Fischereiwirtschaft.

1.4 Bedeutung von Langzeitmonitoring für die Grundlagenforschung

Die Erfassung von biologischen Langzeitdaten in Monitoringprojekten ist nicht nur wichtig, um mit diesen Datensätzen allgemeine Kenntnis über die vorhandenen Arten und die ökologischen Lebensvorgänge des Systems zu erhalten, um Rückgänge oder Zunahmen einzelner Arten abschätzen zu können, sondern insbesondere auch, um Einsichten in die Zusammenhänge zwischen natürlicher Artenzusammensetzung und den Umweltbedingungen erkennen und beurteilen zu können. Langzeitmonitoring ermöglicht also gesamtsystemische Einblicke, die andernfalls unerkannt bleiben könnten bzw. unter den eingeschränkten Möglichkeiten von Experimenten mit wenigen kontrollierten Variablen und selektierten Artgemeinschaften unter Umständen nicht hervortreten. Im Gegensatz dazu umfasst die Kritik an der wissenschaftlichen Nutzung von Monitoringdaten oftmals, dass aus Kapazitätsgründen nur Teilkomponenten des Systems erfasst werden und begleitende Prozessparameter nicht vollständig aufgenommen werden (Yoccoz et al. 2001).

Das Monitoring der Bodensee-Phytoplanktonzönose kann dennoch für sich in Anspruch nehmen, einen repräsentativen Überblick über das Gesamtsystem der Primärproduzenten im Pelagial zu geben, da nicht nur die häufigsten Indikatorarten aufgenommen werden, sondern die Proben mit vertretbarem Aufwand auch auf Arten mit niedrigerer Abundanz untersucht wurden. Im Gegensatz zu vielen anderen Monitoringansätzen, die häufig nur wenige Probenahmen innerhalb eines Jahres vorsehen oder nur über einige Jahre laufen, besteht mit den vorliegenden Daten die Möglichkeit, trotz interannueller Variabilität und nichtperiodischen Ereignissen beispielweise des regionalen Wetters, allgemeine Muster der Phytoplankton Sukzession im Bodensee und ihre langfristigen Veränderungen über den Zeitraum von 40 Jahren zu erkennen.

Die Lebenswelt eines Sees reagiert auf sich verändernde Umweltbedingungen und kann als zusätzlich zu den chemisch-physikalischen erhobenen Messgrößen weitere Bewertungsmöglichkeiten des ökologischen Zustands des Systems geben (Ptacnik et al. 2008). Daher ist die Untersuchung der Zusammensetzung und der Veränderungen in der sukzessiven Dynamik wertvoll für das Verständnis der biologischen Interaktionen in der Nahrungskette des Sees, welches auf andere Art und Weise schwierig zu erreichen ist (Gaedke & Schweizer 1998). Weil es sich bei den aus dem Monitoring gewonnenen Daten jedoch um ein „einmaliges Experiment ohne Replikat“ mit entsprechender Schwankungsbreite bei der Messwertaufnahme handelt, wird die Analyse von Monitoringdaten immer vielschichtig und mit einem hohen Maß an Variabilität behaftet bleiben, so dass eine experimentelle Überprüfung festgestellter Zusammenhänge erforderlich bleibt (Dormann 2002, Magurran et al. 2010).

1.5 Aufgabenstellung

Das Ökosystem des Bodensees unterlag in den letzten vier Jahrzehnten einer Vielzahl an Veränderungen. Dies erschwert es, bestimmte zu erklärende Auswirkungen einzelnen dieser multiplen potentiellen Stressoren zuzuschreiben. So können die Effekte der Eutrophierung dabei diejenigen anderer Faktoren, wie der klimatischen Variabilität, überdecken (Rühland et al. 2008, Stich & Brinker 2010). Gegenstand der im Folgenden dargestellten Untersuchungen ist

die Darstellung und statistische Auswertung von langfristigen Veränderungen innerhalb der Mikroalgen-Gemeinschaft auf Datengrundlage der mehr als vier Jahrzehnte umfassenden Monitoring-Zeitreihe des Bodenseesphytoplanktons, die von den wichtigsten chemisch-physikalischen Umweltparametern begleitet wird. Neben einer Zusammenfassung der Langzeiteffekte auf Abundanz und Zusammensetzung des Phytoplanktons soll mit Hilfe verschiedener statistischer Verfahren untersucht werden, wie die Phytoplankton-Artengemeinschaft insbesondere auf die Re-Oligotrophierung des Sees und auf Variabilität im Klimasystem reagiert hat. Dazu werden nicht nur Analysen mit den Jahresmittelwerten der Algenbiomassen durchgeführt, sondern auch mit der maximal möglichen, d. h. zweiwöchentlichen, saisonalen Auflösung, um zu untersuchen, zu welchen Zeiten im Jahresverlauf das Phytoplankton und seine Hauptgruppen besonders starken Veränderungen unterworfen sind und mit welchen Umweltfaktoren diese Veränderungen in einem Zusammenhang standen. Desweiteren soll anhand der Entwicklung der einzelnen taxonomischen bzw. funktionellen Phytoplanktongruppen untersucht werden, wie die Veränderungen innerhalb der Algengemeinschaft die beobachteten Reaktionen des Gesamtbiovolumens indizieren. Die angewandten Methoden reichen dabei von der Auswertung von Diversitätsindizes über Korrelationsanalysen und Generalisierte Additive Modelle hin zu multivariaten Techniken wie multidimensionaler Ordination und zur speziellen Analyse der Kompensationsdynamik. Neben der Dokumentation der allgemeinen Langzeitentwicklung des Phytoplanktons sowie der Analyse der für die Phytoplanktonentwicklung relevanten abiotischen Einflussfaktoren sollen somit folgende Fragestellungen hier bearbeitet werden:

- Gibt es wesentliche Veränderungen in der Zusammensetzung oder der Diversität der Phytoplanktongemeinschaft als Antwort auf die langfristige Variabilität von wichtigen Umweltfaktoren und können Effekte einzelner Umweltfaktoren unterschieden werden?
- Inwieweit sind die Einflüsse steigender und sinkender Nährstoffkonzentrationen auf die Phytoplanktongemeinschaft miteinander vergleichbar?
- Welche Parameter verändern sich durch den Klimawandel und welche Auswirkungen haben diese identifizierten klimatischen Faktoren auf die Phytoplanktongemeinschaft?
- Wie verändert sich die Stabilität der Planktongemeinschaft über die Zeit?
- Welche saisonalen Veränderungen der Phytoplanktonsukzession lassen sich über den Untersuchungszeitraum erkennen und können diese mit den langfristigen Umweltveränderungen erklärt werden?

Der Ergebnisteil der Arbeit gliedert sich in vier Unterkapitel. Zuerst werden die langfristigen Veränderungen der abiotischen Umweltbedingungen analysiert. Die Phytoplanktongemeinschaft wird beginnend mit der Analyse ihrer Diversität und anschließend bezüglich der

Entwicklung der quantitativen langfristigen und saisonalen Biomassevariabilität betrachtet. Die Analysen dazu beruhen hauptsächlich auf den über einen Zeitraum von mehr als 40 Jahren ermittelten Biovolumina der einzelnen Arten bzw. Algengruppen, ihrer Vielfalt und auf ihrer relativen Zusammensetzung.

In der sich anschließenden Diskussion werden die gefundenen Ergebnisse erörtert, in einen Zusammenhang mit der langfristigen Entwicklung des Ökosystems gesetzt und ein Vergleich der Entwicklung des Bodensee-Phytoplanktons mit ausgewählten anderen Voralpenseen angestellt, für die Monitoringdaten in ähnlichem Umfang erhoben wurden.

2 Daten und Methoden

2.1 Untersuchungsstelle und Probenahme

Bodensee-Obersee

Im Rahmen des IGKB-Untersuchungsprogramms für den Bodensee werden seit 1961 verschiedene Stellen des Bodensees durch die beteiligten Behörden und Institute regelmäßig beprobt, sowohl im Ober- als auch im Untersee. Weitere regelmäßige Beprobungen führen das Limnologische Institut der Universität Konstanz seit 1979 und die Bodensee-Wasserversorgung (Sipplingen) im Überlinger See durch.

Die in diesem Bericht dargestellte Phytoplanktonentwicklung basiert auf Probenahmen, die ab April 1965 vom Institut für Seenforschung (ISF) in Langenargen der Landesanstalt für Umweltschutz Baden-Württemberg (LUBW) im Bodensee-Obersee erhoben wurden. Die hier verwendete Phytoplanktonzeitreihe und die abiotischen Daten wurden dabei an der Probenahmestelle „FU“ in der Seemitte zwischen den an gegenüberliegenden Ufern liegenden Orten Fischbach (D) und Uttwil (CH) über der tiefsten Stelle des Obersees (252 m) gewonnen.



Abbildung 2.1: Lage der Probenahmestelle FU im Bodensee. Das Satellitenfoto zeigt das unmittelbare Einzugsgebiet des Bodensees. Das Alpenrheintal, sein Delta und die Flachwasserbereiche der Bregenzer Bucht sind am rechten unteren Bildrand gut zu erkennen. Im NO verläuft das Schussental. Der Überlinger See stellt die nordwestliche, fjordartige Verlängerung des Obersees dar. Am Übergang des Obersees zum Untersee am Konstanzer Trichter beginnt die Kilometrierung des Rheins. Im Untersee zu erkennen ist die Insel Reichenau, während auf etwa gleicher Höhe die wesentlich kleinere Insel Mainau im Überlinger See zu erkennen ist. Der Seerhein stellt den Übergang vom Bodensee zum Hochrhein her. © Deutsches Zentrum für Luft- und Raumfahrt (DLR Oberpfaffenhofen)

Der Bodensee-Obersee gehört zu den großen warm-monomiktischen Seen am Nordrand der Alpen. Sein Hauptzufluss ist der Alpenrhein. Das Bodenseegebiet wurde während der letzten Eiszeit (Würmeiszeit, ca. 25000 - 12000 v. Chr.) durch den Vorstoß des Rheingletschers geprägt, als dieser das Bodenseebecken in die Süßwassermolasse des Alpenvorlandes schürfte (Schreiner 1979). Der Bodensee befindet sich in der warmgemäßigten Klimazone Mitteleuropas mit Einflüssen maritimen Klimas aus dem Westen (Atlantik) und kontinentalen Klimas im Osten. Zur Vollzirkulation des Wasserkörpers mit einer einheitlichen Temperaturverteilung über die gesamte Wassersäule kommt es in der Regel im Februar oder März, während die Wassersäule während des Großteils der eigentlichen Vegetationsperiode thermisch geschichtet ist. Eine geschlossene Eisfläche auf dem gesamten See trat 1963 zum letzten Mal auf. Weitere charakteristische Angaben zum See siehe Tabelle 2.1.

Tabelle 2.1: Charakteristische Angaben zum Bodensee-Obersee. Abkürzungen: ü. NN = Höhe über Normalnull, Ezg. = Einzugsgebiet, EWG = Einwohnergleichwert, * = kalkreicher geschichteter Alpensee. Quelle: Stammdaten des Bodensees aus diversen IGKB-Veröffentlichungen

Geographische Lage	<i>N 47° 37' 26"</i> <i>E 9° 22' 31"</i>	Wasseroberfläche	<i>473 /412 km²</i> <i>mit / ohne Überlinger See</i>
Mittelwasserstand Höhe ü. NN	<i>395,45 m</i>	mittlere Wassertiefe Z_{mean}	<i>101 m</i>
größte Wassertiefe z_{max}	<i>254 m</i>	Wasservolumen	<i>47,7 x 10⁹ m³</i>
maximale Länge	<i>63 km</i>	maximale Breite	<i>14 km</i>
Einzugsgebiet Obersee	<i>10929 km²</i>	Wasseraufenthalt	<i>4,2 Jahre</i>
Einwohner im Ezg.	<i>1,6 x 10⁶</i>	Kläranlagen im Ezg.	<i>223 > 50 EWG</i>
Einwohnerdichte	<i>139 km⁻²</i>	Trophiezustand 2012	<i>oligotroph</i>
Seetyp nach LAWA	<i>Typ 4*</i>	Mischungsverhalten	<i>monomiktisch</i>

Beprobung des Phytoplanktons und Artbestimmung

Zu Beginn des Untersuchungsprogramms wurden in einem zweiwöchentlichen Intervall einzelne Schöpfproben mit 5-10 m Abständen bis zu einer Wassertiefe von 50m entnommen und volumengewichtet als Stufenproben ausgewertet. Da die volumengewichtete Biomassebestimmung insbesondere aufgrund der größeren Probenabstände in tieferen Wasserschichten einen größeren Zählfehler beinhaltet und die euphotische Tiefe im Bodensee 20 m nicht unterschreitet (Elster & Mortsch 1966), wurde die Probenahme ab 1976 auf eine Beprobung der obersten 20 m der Wassersäule mit einem kontinuierlichen Summenschöpfer umgestellt. Um die ermittelten Phytoplanktonabundanzen aus beiden Beprobungsregimes dennoch miteinander vergleichen zu können, war eine Korrektur der Daten aus den ersten zehn Untersuchungsjahren erforderlich (Kapitel 2.2 *Qualitätssicherung des Datensatzes*). Da die Generationszeiten bei den schnellwachsenden Algen bei weniger als einem Tag liegen können, stellt der zweiwöchentliche Rhythmus im Vergleich mit anderen, zeitlich weniger gut aufgelösten Monitoringprogrammen einen guten Kompromiss für die Abbildung der saisonalen Dynamik dar.

Seit Beginn der regelmäßigen Phytoplanktonbeprobungen durch das ISF wurde die eigentliche Planktonauszählung am Mikroskop von insgesamt fünf verschiedenen Personen durchgeführt, wobei ab April 1984 ein Wissenschaftler (Reiner Kümmerlin) hauptverantwortlich zeichnete. Weil die Phytoplanktonzählung ab 2008 an ein externes Gewässerbüro vergeben

wurde, werden für diesen Bericht aufgrund einer nicht unerheblichen Divergenz in den Artenlisten nur die Daten bis 2007 verwendet.

Die Bestimmung der Algenabundanzen erfolgte nach Standardmethoden. Für die Auszählung wurden die Phytoplanktonproben unmittelbar nach der Probenahme mit Utermöhl'schem Fixiergemisch oder Lugol'scher Lösung fixiert. Die Zellzahlen wurden nach Absedimentation der Algen in 10 ml - Absetzkammern (bzw. 50 ml - Kammern bis 1984), abhängig von Größe und Dichte der Organismen, durch Auszählen am Umkehrmikroskop (Utermöhl 1958) ermittelt. Um den statistischen Zählfehler gering zu halten, wurden von jeder taxonomischen Zählereinheit, wenn die Algendichte es erlaubte, ca. 200 Zellen und Kolonien erfasst (Uehlinger 1964 in IGKB 1989). Mit dem Zählerwechsel im Frühjahr 1984 fand auch ein Wechsel des Mikroskops von ZEISS Standard UPL auf Zeiss ICM 405 statt, wodurch nun auch im Routinebetrieb die Erfassung des Nano- (<20 µm) und Ultraplanktons (<2 µm) möglich wurde (IGKB 1989).

Die Artbestimmung folgte hauptsächlich der Nomenklatur der jeweils neuesten Ausgaben der Serie *Süßwasserflora von Mitteleuropa* (etabliert von A. Pascher 1925, ursprünglich Gustav Fischer Verlag, spätere Ausgaben Elsevier, Spectrum Akademischer Verlag) sowie weiteren Bestimmungsschlüsseln der Serie *Das Phytoplankton des Süßwassers* (etabliert von G. Huber Pestalozzi, E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung). Eine genaue Auflistung der verwendeten Bestimmungsliteratur für die einzelnen Algengruppen kann dem Anhang entnommen werden. Falls die erfassten Zellen aufgrund der mikroskopisch erkennbaren systematischen Merkmale nicht eindeutig einer Art zugeordnet werden konnten, wurde das entsprechende Taxon als Gattung oder in einem Sammeltaxon (z. B. „Diverse Chlorococcales“) erfasst.

Für jedes neu erfasste Taxon wurde mehrfach die Größe vermessen und die mittleren artspezifischen Zellvolumina nach Annäherung an geeignete geometrische Körper (Rott 1981, siehe auch Hillebrand et al. 1999) berechnet. Nach Umrechnung der ermittelten Zellzahlen auf Konzentrationen pro Liter wurde die Biomasse dann für jede Probenahme und für jedes Taxon durch Multiplikation der Zellzahlen und der artspezifischen Zellvolumina, unter vereinfachender Annahme eines spezifischen, der Dichte von Wasser (1,0 g/cm³) entsprechenden, Gewichtungsfaktors berechnet¹.

Die mittleren Jahresbiomassen ergaben sich anschließend aus dem arithmetischen Mittel der Einzelfunde. Vertiefende Angaben zu Methoden und Artbestimmung finden sich auch in IGKB (1989) und Kümmerlin (1991).

¹ Im Bericht 39 der IGKB (1989) wird die Anwendung eines spezifischen Gewichtungsfaktors von 1,02 für alle Taxa beschrieben. Dieser kam hier nicht zur Anwendung, da der genaue Wert eines solchen Faktors nicht für alle Algenarten bzw. -gruppen identisch ist. So muss z. B. davon ausgegangen werden, dass Diatomeenzellen aufgrund ihrer Silikatschale eine höhere Dichte aufweisen als Blaualgenzellen mit einer gasgefüllten Zellvakuole. Daher wurde die vereinfachende Annahme einer der Dichte von Wasser entsprechenden Dichte der Phytoplankter getroffen.

Beprobte Umweltparameter

Parallel zum Probenahmerhythmus der Phytoplanktonerhebungen wurden auch gewässeranalytische Beprobungen des Vertikalprofils für die wichtigsten chemisch-physikalischen Umweltparameter durchgeführt. Diese umfassten insbesondere die Bestimmung der Phosphorfractionen, der Wassertemperaturen sowie die Stickstoff- und Silikatwerte. Außerdem wurden (zeitweise) die Sichttiefe (Secchi) und Chlorophyll-Gehalte erfasst. Im Gegensatz zu den zweiwöchentlichen Phytoplanktondaten wurden die meisten Begleitparameter anfangs allerdings nur monatlich ermittelt, ab 1995 wurde jedoch auch für diese Variablen die zweiwöchentliche Beprobungsfrequenz eingeführt.

Die chemischen Parameter wurden nach Standardmethoden aufgenommen und aufbereitet (Strickland & Parsons 1968). Die Liste der Parameter und die dabei erfassten Tiefenstufen finden sich in Tabelle 2.2. Einige Parameter, u. a. die Stickstoff- und Silikatkonzentrationen, wurden erst ab 1974 erhoben (Tabelle 2.2). Analysen, bei denen diese Parameter verwendet werden, beziehen sich also implizit auf einen kürzeren Zeitraum der Gesamtzeitreihe ab 1974. In diesem Zusammenhang wurden die Einflüsse anderer, länger verfügbarer Parameter auf ihre Gültigkeit für die kürzere Zeitreihe überprüft, sofern sie in einer multiplen Analyse in einem Zusammenhang mit dem kürzer aufgenommenen Parameter standen.

Tabelle 2.2: Liste der Probenahmeparameter mit Beprobungszeiträumen, Beprobungsfrequenz und beprobten Tiefenstufen. Der Terminus *Standardtiefen* entspricht dabei folgenden diskreten Tiefenstufen: 0, 1 2.5, 5, 7.5, 10, 15, 20, 30, 50, 100, 150, 200, 230, 250 m

Parameter	Einheit	Zeitraum / Frequenz	Tiefen [m]
Phytoplankton	artspezifische Zellzahlen (Ind.), Biovolumen mg/L	1965 – 2007 im Mittel 24/Jahr (zweiwöchentlich)	0-50 (1965-1975) 0-20 (ab 1976)
Chlorophyll a	µg/L	1980 – 1988 12/Jahr 1995 – 2007 24/Jahr	uneinheitlich, Tiefenauflösung nicht möglich, 1 Wert/Sampling
TP_{mix}	µg/L	jährlich berechnet	Berechneter, volumengewichteter Wert während Vollzirkulation, bezieht sich auf 0-250 m
TP	µg/L	1965 – 1974 12/Jahr 1974 – 1990 18/Jahr bis 2007 24/Jahr	Standardtiefen
SRP	µg/L	1967 – 1994 12/Jahr 1995 – 2007 24/Jahr	Standardtiefen
TN	µg/L	1966 – 1994 12/Jahr 1995 – 2007 24/Jahr	Standardtiefen
NO₃N	µg/L	1966 – 1994 12/Jahr 1995 – 2007 24/Jahr	Standardtiefen
Silikat	µg/L	1974 – 1994 12/Jahr 1995 – 2007 24/Jahr	Standardtiefen
Wassertemperatur	°C	1965 – 1994 12/Jahr 1995 – 2007 24/Jahr	Standardtiefen
Schmidt-Stabilität	J/m ²	abgeleitet aus WT und Bathymetrie	berechnet für die gesamte Wassersäule
pH	dimensionslos	1974 – 2007 12/Jahr	Standardtiefen
Sichttiefe (Secchi)	Tiefe (m)	1974 – 1994 12/Jahr 1995 – 2007 24/Jahr	Oberfläche

2.2 Qualitätssicherung der Datenreihe

Artenliste

Aus dem Rohdatensatz wurden die Gesamtartenliste extrahiert und die einzelnen Taxa auf ihre systematische Konsistenz überprüft. Taxa, die während des vier Jahrzehnte umfassenden Untersuchungszeitraums in ihrer Systematik umgeordnet wurden, wurden für die gesamte Zeitreihe auf die (zum Zeitpunkt 2008) gültige Taxonomie umgeschrieben. Dies betraf u. a. die Arten des *Synedra*-Komplexes, die der Gattung *Fragilaria* zugeordnet wurden. Eine Reihe von Taxa wurde zu Beginn der Zeitreihe nur als Gattung mit dem Zusatz *spec* angesprochen. Bei einem Teil dieser Taxa konnte im weiteren Verlaufe des Untersuchungszeitraumes, insbesondere nach Zählerwechseln, eine Hauptart identifiziert werden, der die zuvor als *spec*. erfassten Taxa zugeordnet wurden, wenn es keine Gründe gab, die dagegen sprachen (wie mehrere neue Arten der Gattung mit ähnlich hohen Abundanzen oder eine gänzliche verschiedene saisonale Dynamik). In diesem Fall blieb die ursprüngliche Zuordnung auf Gattungsniveau bestehen. Die Zellvolumina der individuellen Arten wurden über den erfassten Zeitraum vereinheitlicht.

Arten, die insgesamt weniger häufig als vier Mal vorkamen, wurden der Gattung oder dem nächsthöheren Sammeltaxon zugeschrieben. Dies betraf 52, 18 und 21 Arten, die während der gesamten 43-jährigen Zeitreihe ein-, zwei- oder dreimal vorkamen. Rein benthische Algenformen, die als Tychoplankton in das Pelagial verdriftet wurden, wurden nicht berücksichtigt.

Alle diese Änderungen an der Artenliste wurden in Zusammenarbeit mit dem wissenschaftlichen Verantwortlichen der Phytoplanktonerhebung (Dr. Kümmerlin) und, soweit möglich, unter Berücksichtigung des aktuellen systematischen und taxonomischen Erkenntnisstands (siehe Anhang: Bestimmungsliteratur) durchgeführt. Aus diesem Grund wurden auch die ab 2008 vom Gewässerbüro Eberhard Hoehn (Freiburg) gezählten Daten nicht in diese Untersuchung mit einbezogen, da nach der externen Vergabe der Auszählung die Unterschiede zu den bisher geführten Artenlisten zu groß waren. Den Gründen dafür sollte in einer separaten Arbeit nachgegangen werden.

Trotz dieser umfangreichen Korrekturmaßnahmen endet das Vorkommen einiger Arten zum Zähler- und Mikroskopwechsel 1984 bzw. beginnt danach. Diese Probleme können durch eine Beschränkung artspezifischer Analysen auf die zu jedem Zeitpunkt sicher erfassten Hauptarten (siehe Anhang) sowie durch die Aggregation der Phytoplanktonbiomassen auf dem Niveau der systematischen Algengruppen und teilweise auf Gattungsniveau umgangen werden. Die Auswirkungen auf die Biomassedynamik sind gering, da die Bestimmung unter anderem auf der im Mikroskop festgestellten Größe basiert und sich nahe verwandte Arten in grundlegenden Charakteristika wie der Zellgröße und funktionellen Eigenschaften ähneln.

Abschätzung der epilimnischen Biomasse vor 1976

Von 1965 bis einschließlich 1975 wurde der Tiefenbereich von 0-50 m beprobt. Ab Januar 1976 betrug der beprobte Bereich nur noch 0-20 m, umfasste also den Teil der Wassersäule, der als maximale Ausdehnung der euphotischen Zone im Bodensee erachtet wird (Tilzer & Beese 1988).

Leider liegen die Phytoplankton-Rohdaten nur als Zellzahlen gemittelt über die gesamte beprobte Wassersäule vor, d.h. vor 1976 als Zellzahlen innerhalb 0-50 m, anschließend für die 0-20 m Wasserschicht. Um die Phytoplanktonbiomasse der beiden Beprobungsregimes miteinander vergleichen zu können, wurde für die Datenreihe bis 1975 die epilimnische Biomasse (B_{0-20} [$\mu\text{g/L}$]) aus den erhobenen Biomassen (B_{0-50} [mg/L]) abgeschätzt.

Dabei wurde angenommen, dass sich zu den Zeitpunkten der zwei Extremsituationen *Vollzirkulation* bzw. *stabile Schichtung* entweder a) die gesamte Phytoplanktonbiomasse gleichmäßig in der Wassersäule verteilte (Vollzirkulation) oder b) sich in den oberen, durchlichteten 20m der Wassersäule befand (stabile Schichtung). Während der Vollzirkulation entspricht die abgeschätzte B_{0-20} also der erhobenen B_{0-50} , während B_{0-20} sich bei stabiler Schichtung als $2,5 \times B_{0-50}$ berechnen lässt. Zur besseren Abschätzung von B_{0-20} zu Zeitpunkten, in denen die durchmischte Schicht (z_{mix}) eine Tiefenausdehnung zwischen 20 und 50 m aufwies, wurde B_{0-20} als $B_{0-20} = 50/z_{\text{mix}} \times B_{0-50}$ berechnet. Dabei wurde z_{mix} definiert als die Tiefe des größten Temperaturgradienten in der Wassersäule (Thermokline), welcher für jede Probenahme aus dem auf 1 m-Schritte linear interpolierten Tiefenprofil der Wassertemperatur errechnet wurde, woraus sich das Verhältnis von durchmischem zu stratifiziertem Anteil der beprobten 50 m-Wassersäule ergab.

Hier sollte erwähnt werden, dass bisherige Darstellungen der IGKB - Phytoplanktondaten den Wechsel in der Datengrundlage im Jahr 1976 nicht berücksichtigen, d.h. für die Daten vor 1976 implizit die Annahme $B_{0-20} = B_{0-50}$ getroffen wurde. Dies führt dazu, dass in den dargestellten zeitlichen Verläufen (z.B. Abbildungen der Jahresmittelwerte in den *Blauen Berichten* 23 und 39 und entsprechende Abbildungen in den *Grünen Berichten* der IGKB) die Biomasse sprunghaft im Jahr 1976 angestiegen ist und die dargestellten Biomassen in den Jahren 1965-1976 im Mittel um den Faktor 2 geringer waren als in den Jahren 1977- 1988. Dabei wurden die unterschiedlichen verwendeten Einheiten (mg/L bzw. mg/m^2) bereits berücksichtigt. Dies entspricht weitestgehend dem geschätzten Konzentrationsunterschied zwischen B_{0-20} und B_{0-50} , der im Mittel nach den obigen Annahmen bei 2,3 liegt.

Die beschriebene Korrektur ist dabei eine konservative Maßnahme, da sie die Biomassen zur Zeit der steigenden Eutrophierung auf ein Niveau, das dem Niveau zur Zeit gleicher TP-Konzentrationen während der Re-Oligotrophierung entspricht, anhebt. Im direkten Vergleich mit den Jahresbiomassen und den relativen Anteilen der Algengruppen der folgenden Untersuchungsjahre gab es keine Auffälligkeiten. Ohne diese Anpassung wären die Biomassen zu den Zeitpunkten überlappender TP-Konzentrationen um den Faktor 2,3 verschieden. Neben der Herleitung des Korrekturfaktors über die Mischungsintensität ist dieses Ergebnis ein weiteres Indiz für die Notwendigkeit der Anpassung. Die im Folgenden beschriebenen statistischen Untersuchungen wurden zur Validierung der Ergebnisse auch ohne die betroffene Periode 1965-1975 durchgeführt. Die Ergebnisse blieben auch ohne die Einbeziehung dieser 10 Jahre robust. Die beschriebene Anpassung der 0-50 m-Beprobungen auf die 0-20 m Wassersäule war in der Summe notwendig und gerechtfertigt, um die statistischen Analysen auf die gesamte Zeitreihe beziehen zu können.

2.3 Datenaufbereitung und statistische Auswertungen

Interpolierung über vertikales Tiefenraster und saisonales Zeitraster

Um aus den Rohdaten der vorliegenden Zeitreihen eine für die Auswertung geeignete äquidistante Matrix der Umweltparameter zu erhalten, wurden die erhobenen Daten zuerst linear auf alle Tiefenstufen (in 1 m Schritten) und dann über die Zeitachse interpoliert. Anschließend wurden arithmetische Monats- bzw. Zweiwochenmittel (26 Zweiwochenmittel pro Jahr) berechnet. Anhand dieser ausgeglichenen Tiefenmatrix konnten Temperatur- bzw. Nährstoffmittelwerte je nach Fragestellung z. B. über die euphotische Tiefe oder die gesamte Wassersäule (0-20 m, 0-250 m) berechnet werden. Analog wurden bestimmte Parameter zu speziellen Zeitpunkten berechnet, z. B. Temperaturen und Nährstoffkonzentrationen während der Vollzirkulation oder der Klarwasserphase. So ist beispielsweise die Wassertemperatur im März ein wichtiger Index für die Stärke der Stratifizierung zu Beginn der Vegetationsperiode und wird in der Auswertung mehrfach verwendet werden.

Für die Zeitpunkte der Wassertemperaturmessungen wurde zudem aus den Dichtegradienten und den morphometrischen Daten des Obersees die Schmidt-Stabilität S (Schmidt 1928) als Maß für die Stabilität der Schichtung berechnet.

Abiotische Faktoren

Messwerte von Orthophosphat bzw. Nährstoffen im Allgemeinen zu Zeitpunkten innerhalb der Vegetationsperiode stellen immer auch ein Abbild der durch die Wasserorganismen gezehrten Nährstoffe dar und eignen sich daher weniger gut, um Langzeittrends der Nährstoffverfügbarkeit darzustellen. Weil im Winter die biologische Aktivität am geringsten ist und zudem die Nährstoffe (bei idealen Mischungsverhältnissen) homogen über die gesamte Wassersäule verteilt sind, diente die Phosphorkonzentration während der Vollzirkulation (TP_{MIX}) als vergleichbare Proxy-Variable (d.h. als indirekte Stellvertreter-Variable) für den Trophiegrad des entsprechenden Jahres. Ebenso wurden Silikat- ($SI3$) und Stickstofffraktionen ($TN3$) während der Mischungsperiode als weitere Umweltparameter des zu beschreibenden Jahres ermittelt. Um klimatisch-bedingte Verschiebungen beim Beginn der Vegetationsperiode beurteilen zu können, wurde die Frühjahrswassertemperatur als mittlere Temperatur im Monat März berechnet. Da sich die Phytoplanktondaten auf Biomasseerhebungen der euphotischen Schicht (0-20 m) beziehen, wurden auch die relevanten abiotischen Faktoren, u.a. Wassertemperaturen, Orthophosphat (SRP), pH und andere, auf saisonale 0-20m Mittelwerte aggregiert. Als Schwellenwerte für einsetzende Limitierung der Algen wurden $10 \mu\text{g/L}$ Orthophosphat (Sas 1989), $500 \mu\text{g/L}$ Silikat (Lund 1949, Thackeray et al. 2008) und $300\text{-}500 \mu\text{g/L}$ Nitrat-N (Reynolds 1984) definiert. Der dimensionslose Index-Wert für die Nordatlantische Oszillation (NAO, Hurrell 1995) berechnet sich aus den Luftdruckunterschieden in den Wintermonaten Dezember bis Februar (DJF) zwischen dem Islandtief und dem Azorenhoch. Bei stark ausgeprägten Druckunterschieden hat der NAO-Index einen positiven Wert, ist der Druckunterschied dagegen weniger stark ausgeprägt, ist der Indexwert negativ. Die NAO-Datenreihe wurde für den Zeitraum von 1965 bis 2007 von der Website der Climate Analysis Section (NCAR) heruntergeladen.

Phytoplanktongruppen

Die langfristige und saisonale Entwicklung des Phytoplanktons wurde sowohl auf Arten- und Gattungsebene als auch insbesondere auf der Ebene der acht wichtigsten Algengruppen ausgewertet. Diese Gruppierung der erfassten Taxa innerhalb ihrer taxonomischen Algengruppen ist in erster Näherung auch eine funktionelle Klassifizierung (Reynolds et al. 2002), da sich die Taxa innerhalb der phylogenetischen Gruppen aufgrund ihrer nahen Verwandtschaft in ökologischen Schlüsselfunktionen wie Größe, Mobilität, Nährstoffansprüchen und – aufnahmemechanismen mehr ähneln als Taxa aus verschiedenen Algengruppen (Litchman et al. 2007). Folgende taxonomische Algengruppen wurden für die Analyse separat betrachtet; angegeben sind auch einige charakteristische funktionelle Merkmale, in denen sich diese Gruppen von den anderen Algengruppen unterscheiden (Reynolds 2006).

Bei den **Blualgen (Cyanophyceae)** handelt sich um die einzige prokaryotische Gruppe im Phytoplankton. Einige Arten sind in der Lage, Stickstoff zu fixieren, andere können ihre Position in der Wassersäule mittels Gasvakuolen regulieren. Begeißelte **Flagellaten** wiederum sind in der Lage, sich aktiv zu Bereichen optimaler Nährstoffbedingungen zu bewegen, dazu gehören die **Panzeralgen (Dinophyceae)**, **Goldalgen (Chrysophyceae)** und die **Schlundalgen (Cryptophyceae)**. Zahlreiche Vertreter dieser Ordnungen sind *mixotroph*, können also unter Lichtausschluss Kohlenstoff auch in Lösung oder partikulär, z. B. durch die phagotrophe Aufnahme einzelner kleiner Bakterienzellen, verwerten. Unter den Dinophyceae finden sich die Arten des Bodensee-Phytoplanktons mit dem größten Zellvolumen. Die **Kieselalgen** beinhalten die beiden Ordnungen **Centrales (zentrische Diatomeen)** und **Pennales (pennate Diatomeen)**. Während es sich bei ersteren um kleinere, radiärsymmetrische Zellen handelt, haben die Pennales oft eine längliche Form. Beide Ordnungen sind auf Silikat als Nährstoff zum Aufbau der äußeren Schale angewiesen. Aufgrund ihres höheren Gewichts sedimentieren Kieselalgen im Vergleich zu anderen Taxa schneller ab und transportieren so erhebliche Mengen organischen Materials, das während der Frühjahrsblüte aufgebaut wurde, in die Tiefe, wodurch es im weiteren Verlauf der Saison nicht mehr innerhalb der trophogenen Schicht recycelt werden kann. Kleinere Arten haben in der Regel höhere Reproduktionsraten und geringere Sedimentationsverluste. Die **Grünalgen (Chlorophyta s.l.)**, im weiteren Sinne mit ähnlicher Morphologie und Physiologie, umfassen Taxa aus den Algenklassen **Chlorophyceae (eigentliche Grünalgen)** sowie **Conjugatophyceae** mit deren Ordnungen **Desmidiiales (Schmuckalgen)** und **Zygnematales (Zieralgen)**, die vom Zellvolumen her sehr große Arten enthalten und daher als eigenständige taxonomische Gruppe neben den Chlorophyceae untersucht wurden.

Da die Biomassen der einzelnen Arten eine hohe Streuung aufweisen, wurden die Taxa innerhalb der Gattungen bzw. der beschriebenen systematischen Algengruppen zusammengefasst und arithmetische Mittel über feste Zweiwochenabstände bzw. Monate oder Jahreszeiten gebildet. Dabei umfassen die Winterwerte die Monate Dezember bis März, das Frühjahr reicht bis Juni, und der Sommer von Juli bis September (restliche Monate: Herbst).

Statistische Datenauswertung

Im Folgenden werden einige der verwendeten statistischen Methoden näher erläutert, wobei allerdings nicht weiter auf grundlegende statistische Testverfahren eingegangen werden soll. Soweit nicht anders erwähnt, wurden alle Berechnungen mit SAS 9.1 (SAS Institute 2007) oder der freien Statistiksoftware R 2.11.1 (R Development Core Team 2011) durchgeführt. Innerhalb von R fanden neben Standardmethoden aus den „base“, „stats“ und „graphics“-Paketen insbesondere die Pakete „vegan“ (Oksanen et al. 2011) für die Diversitätsanalysen und die multivariate Statistik und „mgcv“ für die Analyse der Generalisierten Additiven Modelle (Wood 2006) Verwendung. Mit der Software R wurden auch die graphischen Darstellungen angefertigt. Das statistische Signifikanzniveau wurde *a priori* auf $\alpha = 0,05$ festgelegt. Das beste statistische Modell wurde in der Regel nach dem Akaike Informationskriterium (Akaike 1974) ausgewählt, welches verschiedene Modelle in Bezug auf ihre Anpassungsgüte relativ zur Modell-Komplexität (z. B. Anzahl unabhängiger Parameter) reiht. Modelle mit niedrigerem Akaike-Index können als besser angesehen werden, wenn ihr Akaike-Index um mindestens 2 niedriger ist als der anderer Modelle.

Wie viele in der Natur beobachtbare Prozesse ist auch die Phytoplanktonbiomasse nicht normalverteilt, sondern auf der linken Seite durch den Minimalwert Null beschränkt. Außerdem können sehr kleine oder überdurchschnittlich hohe Biomassewerte die Auswertungsmethoden unerwünscht beeinflussen. Durch eine Logarithmierung kann der Datensatz der Normalverteilung angenähert und der Einfluss von Ausreißerwerten minimiert werden. Da der Logarithmus für Null und negative Zahlen nicht definiert ist, wurden Nullwerte (nicht erfasste Arten oder Algengruppen an einem Probenahmetermin) durch einen Minimalwert ersetzt, der sich eine Größenordnung unterhalb der kleinsten ermittelten Biomasse befindet.

Die mittleren Jahresbiomassen, Biomassen über bestimmte Perioden etc. ergaben sich aus dem arithmetischen Mittel der Einzelfunde. Wo notwendig, wurden Standardabweichung oder Standardfehler angegeben. Die saisonale Variabilität der Algenbiomasse wurde aus dem Variationskoeffizienten der ermittelten Biomassen während eines Untersuchungsjahrs berechnet. Der Variationskoeffizient stellt als Verhältnis von Standardabweichung und dem arithmetischen Mittel ein dimensionsloses Maß für die Variabilität der Daten dar.

Alle Datenreihen wurden auf das Vorkommen eines sogenannten Regimeshifts getestet, d. h. auf einen oder mehrere sprunghafte oder abrupte Wechsel im Lageparameter „Jahresmittelwert“ der Daten. Die *Rodionov Regime Shift Detection* (RSI, *regime shift index*, Rodionov 2004, Rodionov & Overland 2005) prüft anhand von sequentiellen t-Tests für jedes potentielle Jahr c innerhalb der Zeitreihe mit der Länge l die Nullhypothese, dass die aufeinanderfolgenden Werte der Zeitreihe alle zu einer Grundgesamtheit gehören und um einen gemeinsamen Mittelwert x schwanken. Die Alternativhypothese besteht darin, dass die Zeitreihe aus zwei oder mehreren Perioden $m = l - i$ mit i von 0 bis l (*Regimes*) besteht, die aufeinander folgen, sich in ihrem Mittelwert unterscheiden und voneinander durch einen signifikanten Wertunterschied (*Shift*) getrennt sind.

$$RSI_c = \sum_{i=c}^{c+m} \frac{x_i^*}{|\sigma_1|}$$

Die Robustheit der gefundenen Regime wurde mit folgender Parametrisierung getestet: *cut-off length* 11 Jahre (entspricht $\frac{1}{4}$ der Zeitreihe, robust in einem Bereich zwischen 5 und 25 Jahren), Huber-Parameter 0,5 – 1, *prewhitening* als Autokorrelationskorrektur, Ausreißer-Wert Definition von 3 Standardabweichungen.

Lineare Modelle sind die einfachsten und die in der Praxis am häufigsten verwendeten statistischen Modelle. Lineare Modelle setzen voraus, dass es einen gleichbleibenden Zusammenhang zwischen den beobachteten Daten und der unabhängigen Einflussvariable gibt. Die Beziehungen der Umweltparameter untereinander wurden mit Korrelationsrechnungen überprüft. Mit der multivariaten Hauptkomponentenanalyse wurde die Entwicklungsdynamik der abiotischen Faktoren des Ökosystems „Bodensee“ veranschaulicht, nach ähnlichen Gruppen strukturiert und die Möglichkeit geprüft, zur Variablenreduktion im Wert einer Hauptkomponente mehrere einzelne Umweltfaktoren als neue Variable zusammenzufassen. Lineare Regressionen wurden verwendet, um die Beziehungen zwischen den Phytoplanktonbiomassen (Gesamtphytoplankton und einzelne Algengruppen) und den abiotischen Faktoren zu quantifizieren. Mit multiplen linearen Regressionen wurde untersucht, ob die univariaten Antwortvariablen mit einem Satz mehrerer unabhängiger Parameter vorhergesagt werden können. Mittelwerte aus zwei oder mehreren Gruppen wurden per t-Test oder ANOVA miteinander auf Unterschiede verglichen. Der Mantel-Test ermöglichte es, zwei Datenmatrizen auf Korrelationen zu untersuchen, und wird in dieser Auswertung angewandt, um Zusammenhänge zwischen der Dynamik der Phosphorkonzentrationen und der Gemeinschaftszusammensetzung zu untersuchen. Weitere Details zu einzelnen Analysemethoden finden sich in den jeweiligen Tabellen- und Abbildungslegenden.

Gerade in ökologischen Datensätzen stehen jedoch nicht alle Variablen in linearer Beziehung mit den Antwortvariablen, so dass nicht-lineare Funktionen besser geeignet sein könnten. Da *a priori* oft nicht über alle Variablen bekannt ist, in welchem funktionalen Zusammenhang sie mit der Antwortvariable stehen, wurden zur Datenvisualisierung und zur Abschätzung der Ursprungsfunktion LOESS-Glättungen (*lowess fit*²) genutzt, die auf einer lokalen Gewichtung der jeweils nächsten Nachbarwerte in der Punktwolke beruhen und so den Datenverlauf gut wiedergeben (Cleveland 1979).

Eine nicht-lineare Alternative zur Regressionsanalyse findet sich mit dem Generalisierten Additiven Modell (GAM). Durch die additive lokale (d.h. die zu erklärenden Daten werden abschnittsweise über einen Teil der Abszisse betrachtet) Annäherung an die Daten kann die Beziehung zwischen abhängigen und unabhängigen Variablen nicht-linear nachgezeichnet und so die Glättungsfunktion (*fit*) nach Verteilung der Daten gewichtet werden. Zusätzlich wird die Signifikanz dieser Glättungsfunktion angegeben. Ähnlich einer multiplen Regression können auch bei der GAM-Analyse die Einflüsse mehrerer unabhängiger Variablen getestet

² LOWESS steht für „*locally weighted scatterplot smoothing*“, dessen Generalisierung LOESS für „*Local regression*“

werden. Die Modellparameter können nach AIC mit denjenigen linearer oder anderer Modellfamilien verglichen werden.

Im Anschluss an die oben beschriebene *Regime Shift Detection* wurden die Langzeitentwicklungen der Wassertemperatur- und Gesamtalgenbiomasse-Zeitreihen mittels einer nicht-linearen Regression unter Verwendung einer logistischen Modellfunktion auf die Signifikanz des Vorkommens zweier stabiler Perioden analysiert.

$$Y_t = a + b \frac{e^{T-t}}{1 + e^{T-t}}$$

wobei Y_t für die Wassertemperatur bzw. Algenbiomasse im Jahr t steht, a und b die Wassertemperatur bzw. Algenbiomasse der beiden stabilen Perioden und T das Wendejahr (das Jahr mit dem größten Unterschied in Y_t) bezeichnet.

Diversität

Die Artenzahl bzw. der Artenreichtum bezeichnen die Anzahl der bei jeder Probenahme erfassten taxonomischen Einheiten (größtenteils auf der Artenebene). Jedes neu erfasste Taxon erhöht den „Artenreichtum“ einer Probenahme um eine Einheit unabhängig von deren Abundanz, somit unterscheidet dieser einfachste Diversitätsindex nicht zwischen häufig und selten auftretenden Arten (Magurran 1988). Seltene Arten oder Zufallsfunde erhalten damit dieselbe Gewichtung wie dominante Arten. Dadurch ist der Diversitätsindex „Artenreichtum“ direkt abhängig vom Beprobungsaufwand und anderen, mit der Probenahme und -auswertung zusammenhängenden Faktoren wie der Beprobungstiefe, der Mikroskopausstattung sowie der taxonomischen Erfahrung des Zählpersonals.

Der Artenreichtum kann weiterhin als Zahl der insgesamt innerhalb eines Jahres aufgetretenen Arten aggregiert werden. Der kumulative Artenreichtum beschreibt die Rate von neu eingeführten taxonomischen Elementen in das Arteninventar. Weil gerade in aquatischen Systemen eine hohe Artenvielfalt oft auf Arten beruht, die in mäßiger oder geringer Dichte erfasst werden, wurden die Diversitätsmuster auch mit weiteren Indizes untersucht, die die Häufigkeitsverteilung der Arten in der Probenahme miteinbeziehen, um die Gewichtung seltenerer Arten und Einzelfunde zu relativieren: *Shannon-Index* und Ausgeglichenheitsmaß *Evenness*. Aufgrund der mehrere Größenordnungen umfassenden Unterschiede in der Zellgröße und der Zellzahlen (Abundanz) bei den Phytoplanktongruppen wurde die Biomasse und nicht die Zellkonzentration für die Berechnung dieser Indizes verwendet.

Der **Shannon-Index H'** einer Population beschreibt die Unsicherheit, mit der die Artzugehörigkeit eines zufällig bestimmten Individuums einer Probenahme vorhergesagt werden kann (Shannon & Weaver 1949). Der Wert ist umso höher, je mehr gleichverteilte Arten die Probenahme aufweist, und niedriger, wenn die Probenahme durch eine oder wenige Arten dominiert wird. Somit gelten Probenahmen mit vielen, aber gleichmäßig wenig häufig (nicht dominierend) vorkommenden Arten als diverser. Der Shannon Index H' einer Population ist definiert als

$$H' = - \sum_{i=1}^R p_i \log p_i$$

wobei p_i der proportionalen Abundanz der Art i entspricht. Kommt nur eine Art vor, beträgt $H' = 0$, der maximale Wert $H_{\max} = \ln S$ wird durch die Artenzahl bestimmt (Mühlenberg 1989).

Da der absolute Wert der Shannon-Diversität von der Artenzahl abhängt, ist es schwierig, die Diversität von Artbeständen verschiedener Systeme miteinander zu vergleichen. Der **Ausgleichsindex Eveness** basiert auf der Shannon-Diversität, normiert den Indexwert aber auf die maximal auftretende Diversität, so dass der Eveness-Wertebereich zwischen 0 und 1 liegt (Krebs 1993).

$$E = H' / H_{\max}$$

Je gleichmäßiger die Gesamtbiomasse auf die Taxa verteilt ist, desto höher ist die Eveness. Diese weiteren Diversitätsindizes sind also eine Funktion der Artenzahl und der Gleichmäßigkeit, mit der die Zellzahlen (Biomassen) auf die verschiedenen Taxa verteilt sind (Hurlbert 1971).

Der **Jaccard-Distanz-Index** wurde verwendet, um die Ähnlichkeit und das Ausmaß des Artenumsatzes zwischen zwei direkt aufeinanderfolgenden Aufnahmen der Phytoplankton- Artgemeinschaft bzw. des Artinventars von zwei aufeinanderfolgenden Jahren zu untersuchen. Er stellt das Verhältnis von beiden Gemeinschaften gemeinsamer Arten zur Zahl der nur in einer der Gemeinschaft vorkommenden Arten dar. Ein Wert von 1 bedeutet, dass die Gemeinschaften maximale Distanz (=Unähnlichkeit) besitzen, ein Wert von 0 steht dafür, dass die Gemeinschaften vollkommen gleichartig in Bezug auf die erfassten Arten sind.

$$T = (G+L) / (S1 + S2) \times 100$$

mit G und L als Zahl der neu hinzugekommenen (gain) bzw. verlorenen (lost) Arten sowie $S1$ bzw. $S2$ als Artenzahlen zweier aufeinanderfolgender Probenahmen (Diamond & May 1977).

Ähnlichkeitsmaße und Ordination

Da sich die saisonalen bzw. gemittelten Zusammensetzungen der Phytoplanktonzönose nur schwer über längere Zeiträume miteinander vergleichen lassen und zweidimensionale graphische Abbildungsmethoden nur einen Überblick geben können, ist es zweckmäßig, die multivariate Zusammensetzung mittels Ähnlichkeitsmaßen in eine Zahl zu fassen. Ein in der Ökologie häufig verwendetes Maß für Artenzusammensetzungen ist die Bray-Curtis (BC)- Unähnlichkeit, bei der Änderungen der relativen Anteile und Artenzahl zwischen mehreren Probenahmen erfasst werden. Der Einfluss des Vorkommens seltener Arten auf den Wert des Index ist gering. Zwei identische Probenahmen haben 0% BC-Unähnlichkeit, 100% BC-Unähnlichkeit würde zwei grundsätzlich verschiedenen Probenahmen ohne gemeinsame Arten entsprechen. Hier wurde die BC-Unähnlichkeit eingesetzt, um die saisonalen und langfristigen Trajektorien der Gemeinschaftszusammensetzung zu untersuchen. Hierfür boten Ordinationsverfahren die Möglichkeit, die komplexen, mehrdimensionalen Zeitreihen der Umweltparameter bzw. der Zusammensetzung der Phytoplanktonzönose in überschaubare, d.h. in der Regel zweidimensionale Parameterräume abzubilden.

Dazu gibt es je nach Aufgabenstellung und Art der verfügbaren Daten verschiedene Ansätze. Hier verwendet wurden Hauptkomponentenanalyse und NMDS-Ordination. Im Gegensatz zur

multivariaten Hauptkomponentenanalyse, die primär auf der Annahme linearer Beziehungen zwischen den Variablen beruht, werden bei der NMDS-Ordination Distanzen zwischen den einzelnen Datenobjekten berechnet und so auf einer zweidimensionalen Projektionsfläche abgebildet, dass die ihrem Rank entsprechenden Distanzen gewahrt bleiben. Bei der nichtmetrischen multidimensionalen Skalierung (NMDS) basieren die Distanzen auf der Bray-Curtis Unähnlichkeit und die Eingangsvariablen sind unabhängig von den Grundannahmen der Normalverteilung und Linearität, so dass sich diese Methode gut für ökologische Datensätze eignet (Clarke 1993).

Varianzverhältnisse zwischen den Algengruppen

Um die Assoziationen innerhalb der Phytoplankton-Gemeinschaft während verschiedener Phasen der Zeitreihe zu untersuchen, wurden zwei Indizes berechnet: das Varianzverhältnis VR (Schluter 1984) sowie der Synchronitätsindex ϕ_P (Loreau & de Mazancourt 2008).

$$VR = \frac{\text{var}(C)}{\sum \text{var}(P_i)}, \quad \phi_P = \frac{\text{var}(C)}{\left(\sum \sqrt{\text{var}(P_i)}\right)^2}$$

mit $\text{var}(C) = \sum \text{var}(P_i) + 2 \sum \sum \text{cov}(P_i, P_j)$.

Beide Indizes beziehen die Varianz der Gesamtbiomasse auf die Kovarianzen der einzelnen Taxabiomassen, hier die Biomassen der Algengruppen. Ein VR nahe 1 (in der Summe keine Kovarianz) wird so interpretiert, dass die Beziehung zwischen den Taxa unabhängig voneinander verläuft. Liegen die Werte signifikant < 1 , herrschen in der Summe negative Kovarianzen zwischen den Taxa vor und die Assoziation zwischen den Algengruppen wird als *kompensatorisch* interpretiert. Der entgegengesetzte Fall einer *synchronen Dynamik* liegt dann folglich bei positiven Kovarianzen und einem Varianzverhältnis vor, welches signifikant > 1 (Gonzalez & Loreau 2009) ist. Der Synchronitätsindex ϕ_P nach Loreau & Mazancourt (2008) standardisiert den berechneten Wert zudem auf den Bereich zwischen 0 (asynchrone Dynamik) und 1 (perfekte Synchronie).

Die Varianzverhältnisse wurden für die gesamte Algen-Zeitreihe (1965-2007) sowie für einzelne Zeitabschnitte ermittelt. In einem zweiten Schritt wurde die Abhängigkeit der Varianz-Maßeinheiten von der zugrundeliegenden Zeitskala und ihrer Länge analysiert, um die Skalierungseffekte dieser Methode an der verwendeten Zeitreihe zu untersuchen. Daher wurden die Assoziationen der Algengruppen erneut berechnet, beginnend mit einer ersten, die elf Jahre von 1965-1975 umfassenden Periode. Anschließend wurde das untersuchte Zeitfenster kontinuierlich Jahr um Jahr erweitert, bis die gesamte Zeitreihe von 1965 bis 2007 erfasst war. Die Konfidenzintervalle wurden berechnet, indem die Berechnung des Index 1000-fach mit einer zufälligen Anordnung der Originaldaten unter Wahrung der Autokorrelationsstruktur wiederholt wurde (Randomisierung). Diese *expanding window* Analyse bezog also, beginnend mit einer ersten, 11 Jahre umfassenden Skala, in jedem weiteren Schritt ein weiteres Jahr ein. Als zweites Modell wurde eine *moving windows* Analyse für die Varianzverhältnisse der Algen-gemeinschaft erstellt, in der ein strikt 11 Jahre umfassendes Zeitfenster 33x jeweils um ein Jahr versetzt berechnet wurde, bis als letzter Zeitraum die Jahre 1997-2007 erfasst wurden (Jochimsen et al. 2013).

3 Ergebnisse

3.1 Langzeitentwicklung wichtiger Umweltparameter

Die Werte von für limnologische Untersuchungen relevanten Umweltparametern variieren in den saisonal geprägten Systemen der gemäßigten Zone auf natürliche Weise sowohl im Jahresverlauf als auch von Jahr zu Jahr infolge stochastischer Variabilität der Parameter. Im insgesamt 40 Jahre umfassenden Untersuchungszeitraum dieser Studie kommen langfristige Umweltveränderungen im Ökosystem des Bodensees hinzu, die sich an der Entwicklung dieser Parameter ablesen lassen. Daher muss die Dynamik der wichtigsten erhobenen chemisch-physikalischen Umweltparameter in den einzelnen Zeitabschnitten zu Beginn dieses Ergebnisteils zur Beurteilung des Gewässerzustands dargestellt werden. Betrachtet werden sollen sowohl der Langzeittrend in Form der Entwicklung der entsprechenden Jahresmittelwerte, und, wo es für die Auswertung sinnvoll ist, auch die mittlere saisonale Dynamik, da in den gemäßigten Breitengraden die Jahreszeiten und somit der jährliche sinusoidale Verlauf der Wassertemperaturen großen Einfluss auf die saisonale Entwicklung von Nährstoffverteilung und Phytoplanktonproduktion haben.

3.1.1 Temperaturen und thermische Mischungsverhältnisse

Im Zeitraum von 1965 und 2007 lag die durchschnittliche Wassertemperatur der euphotischen 0-20 m -Wasserschicht im Jahresmittel (WTa) zwischen 8 und 10,5 °C und zeigte dabei eine erhebliche interannuelle Variabilität (Abb. 3.1.1a). Im Langzeittrend stiegen die mittleren Temperaturen im Untersuchungszeitraum insgesamt um etwa $0,24 \text{ °C} \pm 0,05 \text{ °C}$ pro Dekade (linearer Trend, $p < 0,05$, gestrichelte Linie in Abb. 3.1.1a), also seit 1965 um etwas mehr als 1 °C. Dies entspricht einer langfristigen Temperaturentwicklung, die auch für andere vergleichbare Systeme beschrieben wurde (u.a. Genfer See: Tadoléke 2010, aber auch marine Systeme, wie Nord- und Ostsee: Alheit et al. 2005). Auch der beobachtete globale Temperaturanstieg der letzten Jahrzehnte liegt in diesem Rahmen (IPCC 2007).

Die Analyse der Wassertemperaturen nach der *Rodionov Regime Shift Detection* Methode (Rodionov 2005) legt einen signifikanten sprunghaften Anstieg der Wassertemperaturen im Bodensee nahe ($p < 0,01$). Dementsprechend lässt sich der Verlauf der Wassertemperaturen auch signifikant mit einem logistischen Modell beschreiben, welches durch zwei aufeinanderfolgende stabile Perioden (1965-1987, 1988-2007) charakterisiert wird und deren Temperaturmittel um $0,76 \text{ °C}$ ($p < 0,01$) divergieren (durchgehende Linie in Abb. 3.1.1a, Tabelle 3.1). Der Vergleich beider Modelle mit dem Akaike Informationkriterium (AIC) bevorzugt das logistische Modell gegenüber der linearen Temperaturentwicklung und unterstützt somit die Hypothese eines sprunghaften Übergangs zu einem höheren Temperaturregime (sogenannter Regimeshift) im Jahr 1988. Das Gleiche kann festgehalten werden für die Märzmitteltemperaturen (WT3) sowie für die Temperaturen des Tiefenwassers am Seegrund, das zwar mit einer mittleren Temperatur von etwa 4 °C den Großteil des Jahres von den Temperaturentwicklungen an der Wasseroberfläche abgeschirmt ist, aber im Mittelwertvergleich nach Rodionov ebenfalls zwei Perioden mit signifikant voneinander verschiedenen Mittelwerten aufweist (Tabelle 3.1.1). Insgesamt lässt sich die beschriebene sprunghafte Erhöhung der Temperaturjahresmittelwerte ab 1988 über die gesamte Wassersäule erkennen und eine Verlagerung wärmeren Wassers in tiefere Schichten feststellen (Abb. 3.1.1b für 0-50m).

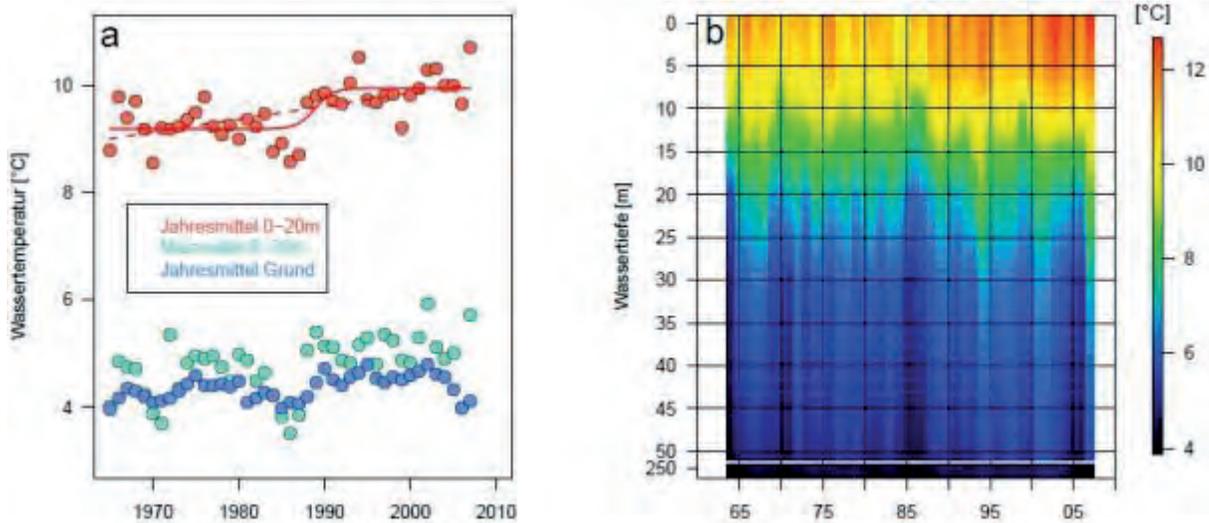


Abbildung 3.1.1: a) Zeitreihe der Wassertemperaturen in der trophogenen Schicht 0-20m im Jahresmittel (rot) und im Märzmittel (cyan), sowie Jahresmittelwert der grundnahen 250m Tiefenstufe (blau) an der Probenahmestelle Fischbach-Uttwil (FU). Für den Jahresmittelwert sind ferner der Verlauf des linearen (gestrichelt) sowie des bevorzugten logistischen Modells (durchgehende Linie) dargestellt (siehe Text). Entsprechende Modelle gelten auch für die beiden anderen Temperaturdatensätze, sind aber aus Gründen der Übersichtlichkeit nicht dargestellt. b) Entwicklung der Jahresmittelwerte der Wassertemperaturen abhängig von der Wassertiefe zwischen 0-50 m sowie der grundnahen 250 m Tiefenstufe.

Tabelle 3.1.1: Lineare Veränderungsraten der gemittelten Wassertemperaturen jeweils für die gesamte Zeitreihe sowie für die mit der *Rodionov Regime Shift Detection* (Rodionov & Overland 2005) ermittelten Zeitabschnitte. Für jede der drei Zeitreihen erwies sich das logistische Modell mit jeweils zwei Phasen unterschiedlich hoher Temperaturniveaus als besser für die Datenbeschreibung geeignet als das entsprechende lineare Modell. MW = Mittelwert

Variable	Steigung	Rodionov RSI	Zeitraum	MW
Jahresmittelwert	0,024 °C / Jahr	Regimeshift 1988 $p < 0,05$	1965 – 1987	9,2 °C
Jahresmittelwert			1988 – 2007	9,9 °C
Märzmittelwert	0,018 °C / Jahr	Regimeshift 1988 $p < 0,05$	1965 – 1987	4,5 °C
Märzmittelwert			1988 – 2007	5,0 °C
Grund 250m	0,007 °C / Jahr	Regimeshift 1988 $p < 0,05$	1965 – 1988	4,2 °C
Grund 250m			1989 – 2007	4,6 °C

Die zu den Probenahmezeitpunkten im Jahresverlauf erhobenen Wassertemperaturen geben die saisonale Variabilität des untersuchten Systems wider. Die Wassertemperaturen im Winter lagen zumeist über die gesamte Wassersäule nahe einer Temperatur von 4,5 °C (Abb. 3.1.2 a), so dass während der Vollzirkulation keine Temperatur- bzw. Dichtebarrriere den vertikalen Stoffaustausch im Wasserkörper unterbindet. Seit dem Jahrhundertwinter 1963 (Seegfrörne, außerhalb des Untersuchungszeitraums) gab es in keinem weiteren Winter eine vollständige Eisbedeckung der Wasseroberfläche. Im Frühjahr erwärmte sich mit steigenden Lufttemperaturen die oberste Wasserschicht schneller als der Rest des Wasserkörpers (Abb. 3.1.2b), so dass eine thermische Schichtung (Stratifizierung) einsetzt. Diese hat im Sommer (Abb. 3.1.2c) ihre stärkste Intensität erreicht und die Temperaturunterschiede zwischen Epilimnion und Hypolimnion sind am größten. Mit Beginn des Herbstes nimmt das Ausmaß der Schichtung wieder ab (Abb. 3.1.2d). Auch saisonal lagen die gemittelten Wassertemperaturen des Regimes 1988-2007 zu fast allen Zeitpunkten, aber insbesondere im Winter und Frühjahr, über denjenigen der vorangegangenen Periode (Abb. 3.1.2 a-d, rote Linie).

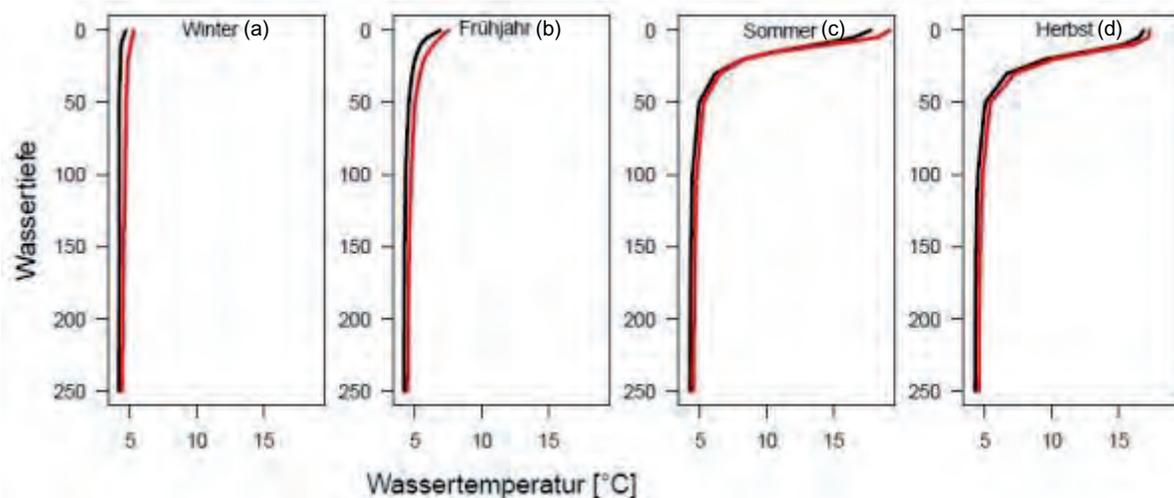


Abbildung 3.1.2: Stratifizierungszyklus im Bodensee, basierend auf den interpolierten Wassertemperaturen aller gemessenen Tiefenschichten. Dargestellt sind der Temperaturverlauf der Periode 1965-1988 (schwarz), sowie der Periode 1989 bis 2007 (rot). **a)** Vollmischung im Winter (Monate D, J, F), **b)** Entwicklung der Thermokline und beginnende Stratifizierung im Frühjahr (Monate M, A, M), **c)** voll ausgeprägte Stratifizierung mit den größten Temperaturunterschieden zwischen Epilimnion und Hypolimnion (Monate J, J, A), **d)** Abbau der Stratifizierung im Herbst (Monate S, O, N)

Das Klimageschehen auf der Nordhalbkugel und die regionale Klimaentwicklung in Mitteleuropa werden beeinflusst von großräumigen atmosphärischen Drucksystemen wie der Nordatlantischen Oszillation (NAO, Hurrell 1995). Die auf Druckunterschieden zwischen dem Azoren-Hoch und dem Island-Tief in den Wintermonaten basierenden NAO-Indexwerte sind für den Zeitraum zwischen 1965 und 2007 in Abbildung 3.1.3a dargestellt. In den Jahren ab 1988 tritt eine Häufung hoher positiver Indexwerte auf, die die höchsten Werte des Index seit mindestens 1900 darstellen. Die Zeitreihen der Jahresmittel- bzw. Märzmittelwerte der Bodensee-Wassertemperaturen (0-20 m) korrelierten allerdings über den gesamten Untersuchungszeitraum betrachtet nicht signifikant mit dem NAO-Winterindex ($p > 0,05$), obwohl ein solcher Zusammenhang für die Frühjahrswassertemperaturen in einem reduzierten Betrachtungszeitraum belegt werden konnte (Straile et al. 2003). Die mittlere Wassertemperatur im März (WT3) unterschied sich um etwas weniger als ein halbes Grad Celsius ($0,42\text{ °C}$, t-Test $p < 0,05$), je nachdem ob sie in einem Jahr mit positiver oder negativer NAO gemessen wurde (Abb. 3.1.3b). Dagegen gab es keine signifikanten Unterschiede bei Wassertemperatur-Jahresmittelwerten und Schmidt-Stabilität zwischen positiven und negativen NAO-Jahren (nicht dargestellt).

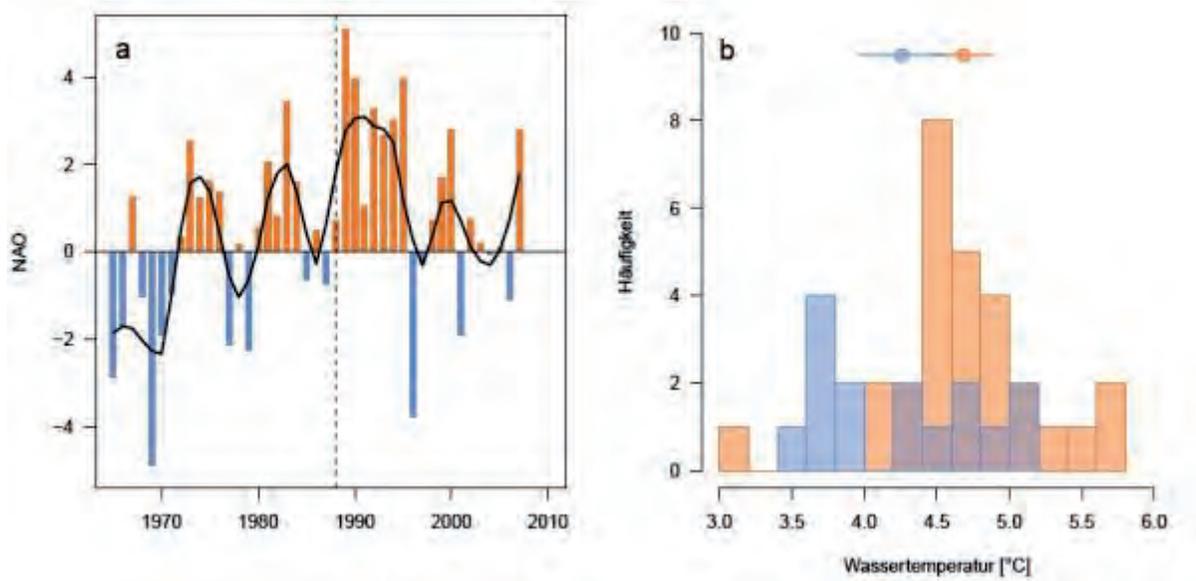


Abbildung 3.1.3: a) zeitlicher Verlauf des NAO-Index (Winter DJF). Der mittels RSI bestimmte und für 1988 angegebene Regimeshift ist durch die vertikale unterbrochene Linie dargestellt. b) Verteilung der März-Wassertemperaturen (WT3) im Bodensee in Jahren mit positivem (rot) bzw. negativem (blau) NAO Index. Dargestellt sind außerdem die jeweiligen Mittelwerte ± 2 Standardfehler (runde Symbole am oberen Rand der Abbildung mit Fehlerbalken). Welsh t-Test $p < 0,05$, $t = 2,37$, $df = 26,174$.

3.1.2 Nährstoffentwicklung, Eutrophierung und Re-Oligotrophierung

Die ökologisch relevanten Nährstoffe zirkulieren durch biologische Kreisläufe und treten dabei in unterschiedlichen chemischen Verbindungen auf. Für die Primärproduktion des Phytoplanktons von Bedeutung sind vor allem die drei essentiellen Makronährstoffe Phosphor, Stickstoff und Silizium. Die gelösten Verbindungen dieser Stoffe (SRP, Nitrat, SRSi) stellen die von den Mikroalgen verwertbaren Nährstofffraktionen dar, deren Langzeitentwicklung im Folgenden dargestellt wird. Die Stickstoff- und Silikatmesswerte standen dabei erst ab 1974 zur Auswertung zur Verfügung.

Phosphor

Schon 1950 zu Beginn der limnologischen Messung der Phosphorkonzentrationen im Bodensee lagen die ermittelten Werte mit $7 \mu\text{g/L}$ über dem natürlichen Zustand von etwa $<4 \mu\text{g/L}$ (Kiefer 1972). In den folgenden Jahren zeigte sich ein stetiger Anstieg der Phosphor-Wintermixiswerte, der in der ersten Dekade pro Jahr noch bei etwa $1\text{-}2 \mu\text{g/L}$ lag, sich aber ab 1960 dann deutlich beschleunigte (Abb. 3.1.4a). In den nächsten zehn Jahren bis 1970 verdreifachten sich die Phosphor-Zirkulationswerte dann von 15 auf $44 \mu\text{g/L}$, und verdoppelten sich nochmals bis zum höchsten Wert 1979 auf $87 \mu\text{g/L}$. Anschließend begannen die ergriffenen Maßnahmen zur Abwasserreinigung und das Phosphatverbot in Waschmitteln ihre Wirkung zu zeigen, so dass ab 1980 der Phosphor-Zirkulationswert erstmals wieder sank. Die Re-Oligotrophierung verlief dabei anschließend in etwa mit der gleichen Geschwindigkeit wie die Eutrophierung. 1990 entsprach der gemessene Wert den Phosphorkonzentrationen von 1969, im Jahre 2000 bereits denjenigen von 1959. Seit 2004 liegt der Wintermixiswert wieder unter $10 \mu\text{g/L}$, und hat in den letzten Jahren etwa $7 \mu\text{g/L}$ erreicht. Der Bodensee-Obersee gilt damit bezüglich seines Phosphorgehaltes heute also wieder als oligotropher See.

Ab 1965 liegen die Messwerte zweier weiterer Phosphorfraktionen vor: Der Gesamtjahres-Mittelwert liegt bedingt durch die saisonale Zehrung der Primärproduzenten während der Ve-

getationsperiode auf einem niedrigeren Niveau als die Zirkulationswerte, die den höchsten Wert im Jahresverlauf darstellen. Noch niedriger liegen in der euphotischen Zone die Werte des gelösten Phosphors (Orthophosphat $\text{PO}_4\text{-P}$, oder SRP), dem Derivat, das den Algen in einer zur direkten Aufnahme geeigneten gelösten Form vorliegt und somit direkt zur Primärproduktion zur Verfügung steht. Diese beiden Phosphorfraktionen zeigen dennoch einen mit TP_{MIX} weitgehend synchronen zeitlichen Verlauf und sind mit diesem hoch korreliert ($R^2 > 0,9$, $p < 0,05$). Aus diesem Grund ist es gerechtfertigt, in den weiteren Analysen anstelle des Jahresmittelwerts den mittleren Zirkulationswert TP_{MIX} eines jeden Jahres als Bemessungsgröße für den Trophiegrad des Sees in dem entsprechenden Zeitraum zu verwenden. Dieser Wert beschreibt die Phosphorreserven zu Beginn der Vegetationsperiode und vor der ersten starken Wachstumsphase der Algen im Frühjahr.

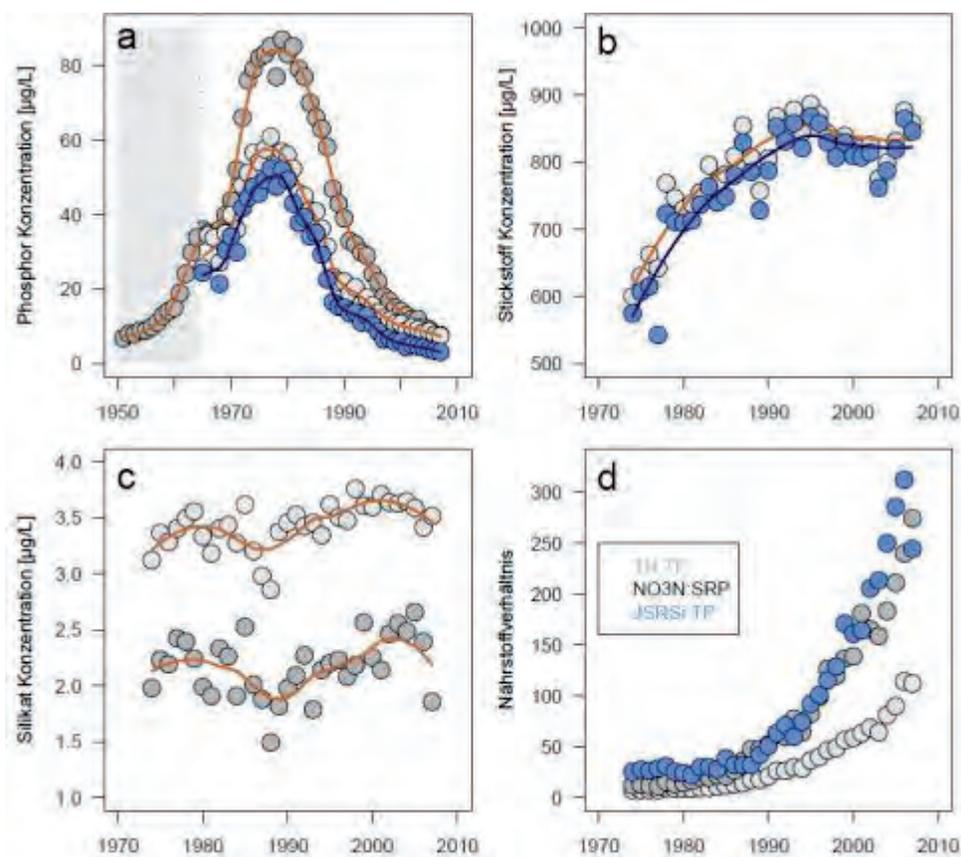


Abbildung 3.1.4: Langzeitentwicklung der wichtigsten Nährstoff-Fraktionen im Untersuchungszeitraum **a)** Phosphorkonzentrationen mit TP Jahresmittel der 0-20m Wassersäule (hellgraue Symbole), dem TP-Gehalt bei Vollzirkulation (TP_{MIX} , dunkelgraue Symbole) sowie der Konzentration gelösten Phosphors in 0-20m in Jahresmittel (blaue Symbole) **b)** Stickstoffkonzentrationen mit anorganischem Gesamtstickstoff (Summe aus NO_3N , NO_2N , NH_4N , hellgraue Symbole) sowie Nitrat (NO_3N , blaue Symbole) **c)** Silikatkonzentrationen mit Jahresmittelwert 0-20m (dunkelgraue Symbole), Frühjahrswert 0-20m (hellgraue Symbole) **d)** Zeitreihe der wichtigsten Nährstoffverhältnisse zueinander: Gesamtstickstoff zu Gesamtphosphor (hellgraue Symbole), Nitrat zu gelöstem Phosphor (dunkelgraue Symbole), Silikat zu Gesamtphosphor (blaue Symbole). Die Linien zeigen die jeweiligen lokalen Regressionen (LOESS).

Stickstoff

Von den drei Makronährstoffen erreicht der Stickstoff in seinen verschiedenen Oxidationsstufen die höchsten absoluten Konzentrationswerte (Abb. 3.1.4b). Dabei ist Nitrat (NO_3^-) die dominierende anorganische Stickstoffverbindung, die den planktischen Algen zum Stoffaufbau zur Verfügung steht, und Hauptbestandteil des Gesamtstickstoffs. Nitrit und Ammonium, als mikrobielle Abbau-Produkte von Nitrat bzw. organischer Substanz, haben für die Aufnahme durch Algen und die Primärproduktion eine geringere quantitative Bedeutung.

Von 1960 bis Ende der 1990er Jahre hat sich die Nitratkonzentration im See insgesamt verdoppelt. Diese Zunahme der jährlichen Nitratkonzentration ging auch über den Phosphor-induzierten Höhepunkt der Eutrophierung des Bodensees hinaus weiter und stagniert erst seit Ende der 1990er Jahre auf einem relativ hohen Level unterhalb 1 mg/L. Weil Nitrat den Großteil der anorganischen Stickstoffverbindungen (Nitrat, Nitrit, Ammonium) ausmacht, folgt also die langfristige Gesamtstickstoffkurve dem Verlauf der Nitratkonzentrationen. Die Stickstoffanreicherung ist hauptsächlich auf eine weiterhin gestiegene Belastung der Haushaltsabwässer zurückzuführen (IGKB 1998) sowie auf den Zufluss durch diffuse landwirtschaftliche Einträge. Die energetisch aufwändige Assimilation atmosphärischen Stickstoffs durch Cyanobakterien sollte daher für das Bodensee-Phytoplankton eine geringe Rolle spielen, unter anderem auch, weil im Gegensatz zu den Phosphorverbindungen die Stickstoffkomponenten im saisonalen Verlauf nicht bis zur Limitierung abgebaut werden, und Stickstofffixierer dadurch bis zum Ende der Vegetationsperiode kaum wettbewerbliche Vorteile erlangen können.

Silikat

Silikat ist ein wichtiger Nährstoff für Diatomeen und wird von diesen insbesondere zum Aufbau der verkieselten Zellwände benötigt. Das Mineral stammt aus der Verwitterung von Untergrundgestein und gelangt im alpinen Einzugsgebiet in die Zuflüsse des Sees. Die mittlere Silikatkonzentration weist, da die Zufuhrdaten nicht weiter anthropogen beeinflusst sind, keine Eutrophierungs-assoziierte Trendkomponente auf (Abb. 3.1.4c). Die Konzentration im Bodensee hängt demnach hauptsächlich von der Wasserzuflußmenge ab und ist bei niedrigen Wasserfrachten der Zuflüsse höher (Rossknecht IGKB-Bericht 48, 1998). Auch im Jahresmittelwert der euphotischen 0-20m-Wasserschicht sind kaum relevante Schwankungen ersichtlich. Im Jahr 1988 fällt jedoch ein etwa 30% vom langjährigen Mittel abweichendes Silikatminimum auf. Es gibt eine saisonale Silikatzehrung (s.u.) in der trophogenen Schicht durch die Aktivität der Algen, allerdings sinken die Konzentrationen nur an wenigen Zeitpunkten während der gesamten Zeitreihe unterhalb der als limitierend erachteten Werte von 500 $\mu\text{g/L}$ und praktisch nie unter 300 bzw. 150 $\mu\text{g/L}$.

Nährstoffverhältnisse

Aus dieser ungleichen Entwicklung der Stickstoff- und Phosphoreutrophierung ergaben sich im Verlauf der Zeitreihe Verschiebungen der Nährstoffverhältnisse zueinander. Da die Stickstoffkonzentrationen im Seewasser weiter stark gestiegen sind, sich der Phosphoreintrag seit 1979 aber gegenläufig entwickelte, besteht heutzutage ein erheblicher Überschuss an Stickstoff (bis zu 300:1 im Massenverhältnis). Schon zu Beginn der Zeitreihe lag das mittlere N:P Verhältnis über dem Redfield-Verhältnis von 16:1 (Redfield 1934), womit eine N – Limitie

rung des Phytoplanktons auch zu Beginn der Zeitreihe und während der frühen Eutrophierung unwahrscheinlich ist. Einen ähnlichen Verlauf zeigt auch das Si:P-Verhältnis, was zu der Annahme führt, dass es während des eutrophen Zustands möglicherweise saisonal auf kurze Zeiträume begrenzt zu Silikatlimitierung gekommen ist, es aber im Jahresmittel einen relativen Silikatüberschuss aufgrund des für ein optimales Algenwachstum herrschenden Phosphormangels gibt. Aus der Literatur ist für das Silikat-Phosphor-Verhältnis ein sehr weiter Bereich bekannt, der zwischen 96:1 und 1:1 liegen kann und in dem jeweils verschiedene Diatomeen-Taxa optimale Wachstumsbedingungen finden (Kilham & Kilham 1984).

Saisonale Veränderungen bei gelöstem Phosphor und Silikat

Neben diesen langfristigen Entwicklungen auf Basis von Jahresmittelwerten stehen die langfristigen Veränderungen bei den saisonalen Konzentrationen der für die Primärproduktion essentiellen Nährstofffraktionen in Zusammenhang mit der Wachstumsaktivität des Phytoplanktons. Bei gemeinsamer Auftragung von saisonaler Nährstoffverfügbarkeit und langfristigen Trend wird das Ausmaß der Veränderung der Zehrungsmuster von gelöstem Phosphor und gelöstem Silikaddioxid deutlich (Abb. 3.1.5)

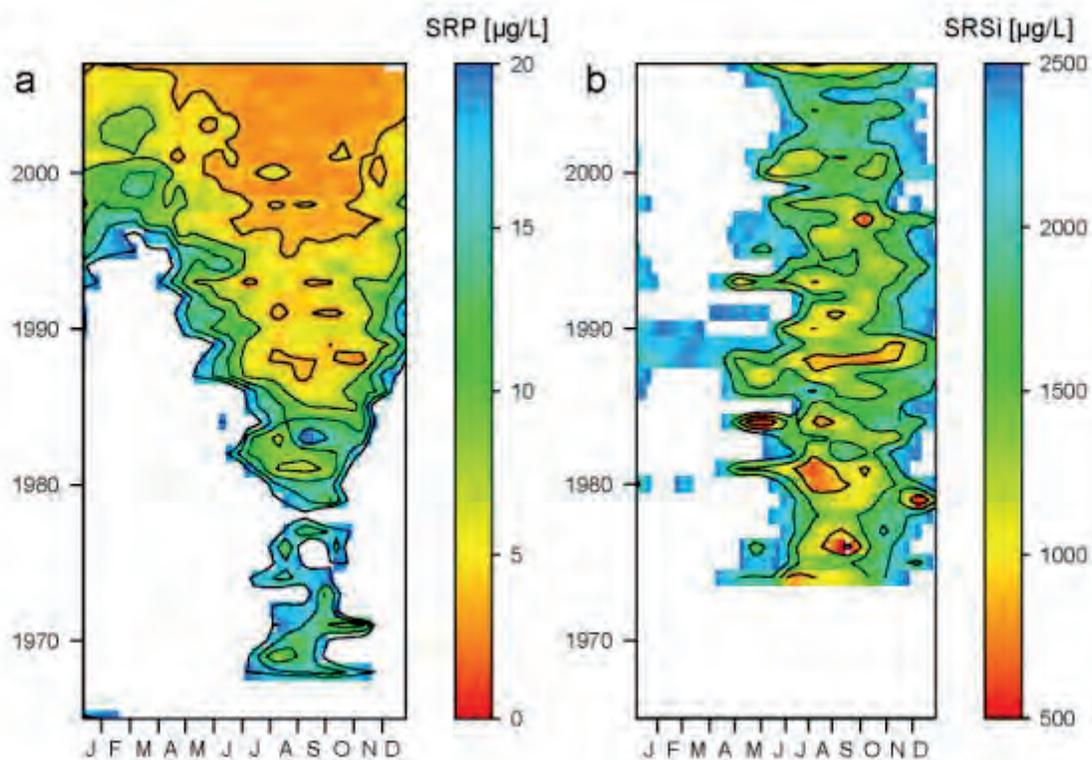


Abbildung 3.1.5: Veränderungen in der Saisonalität von **a)** gelöstem Phosphor (SRP, Orthophosphat) und **b)** gelöstem Silikat (SRSi). SRP-Konzentrationen sind dargestellt, sofern sie unterhalb 20 µg/L lagen, SRSi-Konzentrationen unterhalb 2500 µg/L. Als das Phytoplanktonwachstum potentiell limitierend angesehen werden Konzentrationen unterhalb 10 µg/L (SRP) bzw. 500 µg/L (SRSi).

Die Konzentration des gelösten Phosphors (SRP) korreliert sowohl im Jahresmittel mit dem Phosphor-Wintermixiswert, ebenso wie die Zeitreihe der monatlichen/zweiwöchentlichen Werte ($r > 0,98$, $p < 0,0001$). Die Abbildung 3.1.5a zeigt die langfristige Veränderung der saisonalen Konzentrationen von gelöstem Phosphor, wobei nur Werte unterhalb 20 $\mu\text{g/L}$ dargestellt wurden. Als das Algenwachstum limitierend angesehen werden Konzentrationen unterhalb 10 $\mu\text{g/L}$, als streng limitierend Werte niedriger als 3 $\mu\text{g/L}$ (Sas 1989). Verlässliche Werte mit entsprechend aufgelöster saisonaler Beprobungsfrequenz (mind. 12 Werte pro Jahr) liegen erst ab 1969 vor.

Die saisonale Verfügbarkeit von gelöstem Phosphor in der 0-20m Wassersäule hat sich demnach langfristig deutlich verändert. Im Jahresverlauf werden die höchsten Konzentrationen gelösten Phosphors während der Wintermischung und den angrenzenden Wochen gemessen. Während bis 1980 Konzentrationen unterhalb 20 $\mu\text{g/L}$ nur innerhalb eines Zeitraums von wenigen Wochen in der zweiten Jahreshälfte auftraten, begann sich das Zeitfenster mit geringeren Phosphorkonzentrationen in den 1990er Jahren sowohl in Richtung Jahresmitte als auch in Richtung Herbst auszudehnen. Die ermittelten Minimalkonzentrationen sanken zunehmend auch auf potentiell limitierend wirkende Werte unterhalb von 10 $\mu\text{g/L}$. Seit 1995 kann eine Phosphorlimitierung bereits während der gesamten Vegetationsperiode angenommen werden, mit einer Verschärfung ($<5\mu\text{g/L}$) in den Sommermonaten.

Tabelle 3.1.2: Zeitpunkte, an denen SiO_2 in einzelnen Wasserschichten in Konzentrationen unterhalb 500 $\mu\text{g/L}$ gemessen wurde. Nach 2001 lagen die Silikatkonzentrationen zu jedem gemessenen Zeitpunkt in allen Schichten der 0-20m- Zone oberhalb von 500 $\mu\text{g/L}$.

Jahr	Zeitpunkt (Tag im Jahr der Beprobung)	Tiefenstufen (m)
1974	Mitte Juli (190)	0-11
1975	Mitte Juli (203)	0-5
1976	Mitte Juli – Mitte September(201, 229, 257)	0-6, 0-10, 0-14
1977	Anfang August – Anfang September (214, 248)	0-8, 0-9
1979	Anfang August (219)	0-4
1980	Anfang August – Anfang September (218, 253)	0-11, 4-9
1981	Anfang Juli – Anfang August (188, 216)	1-6, 0-11
1982	Anfang August 215	0-10
1984	Mitte Mai – Anfang Juni (137, 157) Anfang August (220)	9-11, 8-14, 0-8
1985	Anfang August (218)	0-6
1986	Mitte Mai (133)	0-2
1987	August (216, 244)	0-6, 0-5
1988	Anfang Juli – Anfang August (186, 214)	0-5, 0-8
1990	Anfang August (219)	0-9
1991	August (218, 246)	0-10, 0-10
1993	Anfang August (216)	0-4
1995	August (213, 227)	2-5, 0-6
1996	Anfang August – Anfang September (219, 233, 247)	0-10, 0-10, 0-10
1997	Anfang September – Anfang Oktober (245, 259, 280)	0-2, 0-7, 0-12
1998	Anfang Juli – Anfang Mitte (187, 202)	0-5, 0-6
2000	Mitte Juni – Mitte Juli (159, 171, 186)	0-6, 0-8, 0-6
2001	Anfang – Mitte Juli (184, 198)	0-6, 0-7

Auch die Konzentrationen von Silikaddioxid (Zeitreihe erst ab 1974) erreichten ihre jährlichen Minimalwerte vornehmlich in der zweiten Jahreshälfte (Abb. 3.1.5b). Beim Silikat gelten

Werte unterhalb 500 µg/L als limitierend für das Diatomeenwachstum (Sas 1989, Thackeray et al. 2008). Im Gegensatz zur sich verknappenden Phosphorverfügbarkeit nimmt die Häufigkeit potentiell limitierender Konzentrationen beim Silikat jedoch ab. Bis in die 1990er Jahre wurden für die 0-20m Schicht (gemittelt) Konzentrationen bis unterhalb 1000 µg/L festgestellt (gelbe und rote Farbwerte in Abb. 3.1.5b), die aber ab 2000 kaum mehr auftraten. Im Jahresverlauf gab es daher auf die mittlere Konzentration der 0-20m Schicht bezogen kaum Anzeichen für Silikat – Limitierung. Dies bedeutet allerdings nicht, dass Silikat in oberflächennahen Schichten, die die höchsten Algendichten aufweisen, aufgrund der hohen interspezifischen Konkurrenz zwischen individuellen Diatomeenarten und dem ausbleibenden Austausch mit Tiefenwasser während stabiler Schichtungsbedingungen nicht doch für einige Arten limitierend wirken kann. In Tabelle 3.1.2 sind die Zeitpunkte limitierender Silikatkonzentrationen in einzelnen Tiefenstufen der 0-20m Zone aufgeführt. Insgesamt lässt sich feststellen, dass die verfügbare Silikatmenge in der jüngsten Zeit, d.h. mit Re-Oligotrophierung, im Jahresverlauf zunahm bzw. umgekehrt die Häufigkeit kritischer Silikatzeehrung abnahm (seit 2001 wurden an Beprobungsterminen überhaupt keine Silikatkonzentrationen in einzelnen Wasserschichten mehr unterhalb der kritischen Grenze von 500 µg/L gemessen).

Weitere Umweltparameter

Die Photosyntheseaktivität der Algen im Freiwasser verbraucht Kohlenstoff für die pflanzliche Primärproduktion und führt somit zum Anstieg des pH-Werts. Dieser lag im Bodensee im Mittel mit 8,8 Einheiten im mäßig basischen Bereich, wobei es lediglich minimale saisonale und langfristige Schwankungen auf dieser logarithmischen Skala gab. Die Sichttiefe im Wasserkörper schwankt ebenfalls saisonal, und betrug im Mittel zwischen 6 m im Winter und unter 2-3 m während der produktiven Phase im Jahr. Allerdings gab es keine Langzeittrends, d.h. eine zu erwartende Erhöhung der Sichttiefe nach der Re-Oligotrophierung konnte nicht festgestellt werden. Verantwortlich dafür kann der Einfluss von anderen Schwebeteilchen sein, zum Beispiel aus Sedimenteinträgen der Zuflüsse oder eine sich in die Tiefe ausweitende produktive Schicht (Güde, pers. Mitteilung).

Weitere Umweltparameter, die im Rahmen des Monitoring erhoben werden, wie Sauerstoffgehalte, werden hier nicht beschrieben und können in den Berichten der Grünen oder Blauen Reihe, bzw. den KLIWA-Heften nachgelesen werden.

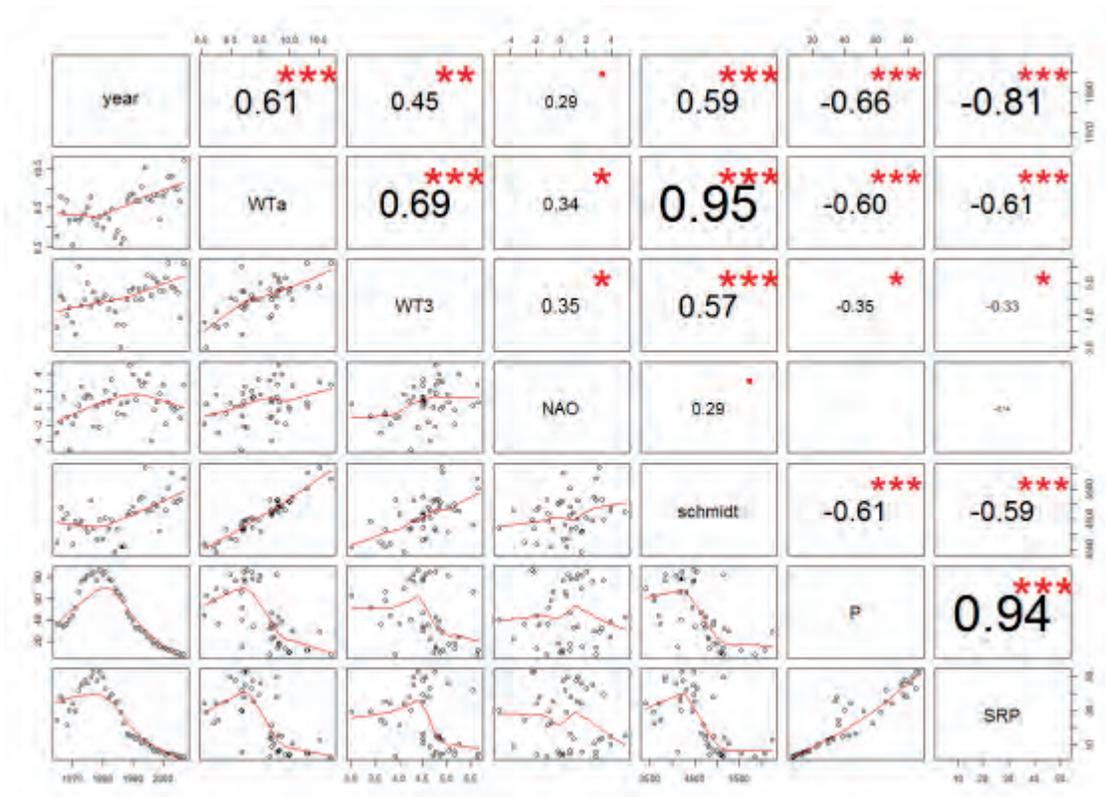
3.1.3 Trendanalyse und Korrelation der Variablen untereinander

Für die weitere statistische Auswertung der Umweltparameter und ihrer Beiträge zur Phytoplanktonentwicklung ist es wichtig zu wissen, in welchem Zusammenhang die einzelnen Umweltparameter zueinander stehen. Dazu wurden die angegebenen Variablen einer linearen Korrelationsanalyse unterzogen, wobei die Annahme linearer Beziehung für die Umweltparameter eine akzeptable Vereinfachung darstellt (Abb. 3.1.6). Wie erwartet, sind die klima-bezogenen Variablen miteinander korreliert und können nicht als unabhängig voneinander gelten. So wird die Schichtungsstabilität (Schmidt-Stabilität) aus der Wassertemperatur aller Tiefenstufen und der Morphometrie des Sees berechnet. Die Phosphorfraktionen sind nicht

unabhängig vom Gesamtphosphor bzw. der Nitratanteil nicht unabhängig vom Gesamtstickstoff. Eine konzeptionell unerwartete Beziehung besteht jedoch zwischen den Phosphorvariablen und einigen Klimavariablen, die sich aus einer zeitlichen Synchronität der Re-Oligotrophierung des Bodensees mit dem global beobachteten Temperaturanstieg ergeben. Die negative Korrelation zwischen den beiden Hauptalgennährstoffen Phosphor und Stickstoff ist ein Indiz dafür, dass die erfolgreiche Reduktion von Phosphateinträgen über die Seezuflüsse gleichzeitig mit weiter steigenden Stickstoffzufuhren einherging. Dies muss bei den weiteren Analysen beachtet werden.

Für die multivariaten Analysen (Korrelation der Variablen sowie Ordination) wurde mit zwei unterschiedlich umfangreichen Datensätzen gearbeitet, da ein Teil der Variablen erst ab 1974 erfasst wurde. Für den vollen Zeitraum ab 1965 stehen als Umweltvariablen daher nur die Einflüsse der klimatischen Variablen und des wichtigsten Nährstoffs Phosphor zur Verfügung, während in der erweiterten Ordination mit einem Datensatz ab 1974 auch die Einflüsse der beiden Stickstofffraktionen und des für die Diatomeen wichtigen Silikats betrachtet werden können.

a)



b)

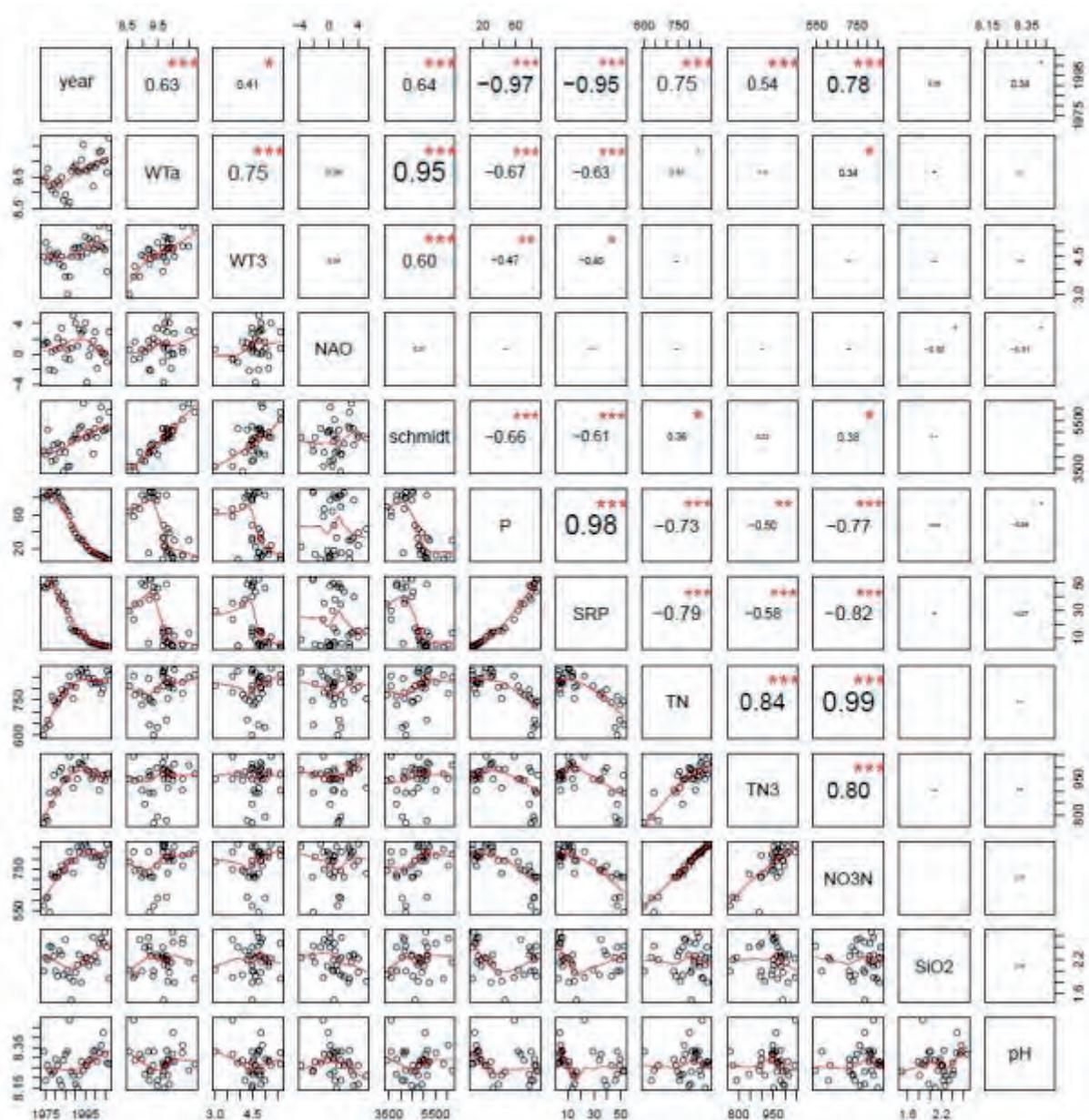


Abbildung 3.1.6: Korrelation der Umweltparameter untereinander. Die Diagonale bezeichnet die dargestellte Umweltvariable, deren Auftragung gegen die weiteren Variablen im entsprechenden Schnittpunkt im unteren Dreieck dargestellt sind. Die rote Linie stellt einen LOESS-Smoother dar. Das obere Dreieck enthält die jeweiligen Pearson-Koeffizienten der Korrelationen zwischen den jeweiligen Variablen. Signifikanzniveaus: * = 0,05, ** = 0,01, *** = 0,001 **a)** Variablen, die ab 1965 aufgenommen wurden. **b)** erweiterter Datensatz mit Variablen, die erst ab 1974 zur Verfügung stehen.

3.1.4 Ordination der Umweltparameter

Die gesamten Umweltbedingungen generieren sich aus einer Vielzahl an Variablen, die teilweise nicht unabhängig voneinander sind und miteinander korrelieren. Mit einer Hauptkomponentenanalyse (*principal components analysis*, PCA) können die Richtungen der multivariaten Beziehungen der Umweltparameter untereinander visualisiert und in einer zweidimensionalen Darstellung zusammengefasst werden, die deren langfristige Entwicklung im betrachteten Ökosystem abbilden. Eine weitere Anwendung ist die Reduzierung der Anzahl der

Variablen auf eine im Vergleich zu den Rohdaten geringere Anzahl an Hauptkomponenten, die idealerweise jeweils nur mit einem Teil der Ursprungsvariablen korrelieren und sich dann zu voneinander unabhängigen Faktoren, wie Trophie und Klima, zuordnen lassen.

Insgesamt stellt die multivariate Ordination der Umweltparameter die Trajektorien des Ökosystems Bodensee in mehrere, deutlich voneinander zu trennende Clustergruppen dar. Die beiden Hauptachsen erfassen zusammen jeweils 81% bzw. 71% der Variabilität für die beiden betrachteten Zeiträume.

Die Ordination der Gesamtzeitreihe (ab 1965) zeigt dabei die leichter zu interpretierenden Trajektorien (Abb. 3.1.7a). Trophiebedingte und klimatische Variabilität stehen in einem gegensätzlichen Verhältnis zueinander. Die NAO-Variabilität zeigt in Richtung desselben Quadranten wie die weiteren Klima-assoziierten Variablen, setzt sich aber leicht ab. Die hocheutrophen Jahre gruppieren sich hier vollständig im zweiten Quadranten, die oligotrophen Jahre auf der rechten Seite des Diagramms. Hier finden sich auch alle Jahre nach dem klimabedingten Regimeshift. Die mesotrophen Jahre bis 1987 gruppieren sich mit den mesotrophen Jahren vor dem Eutrophierungshöhepunkt.

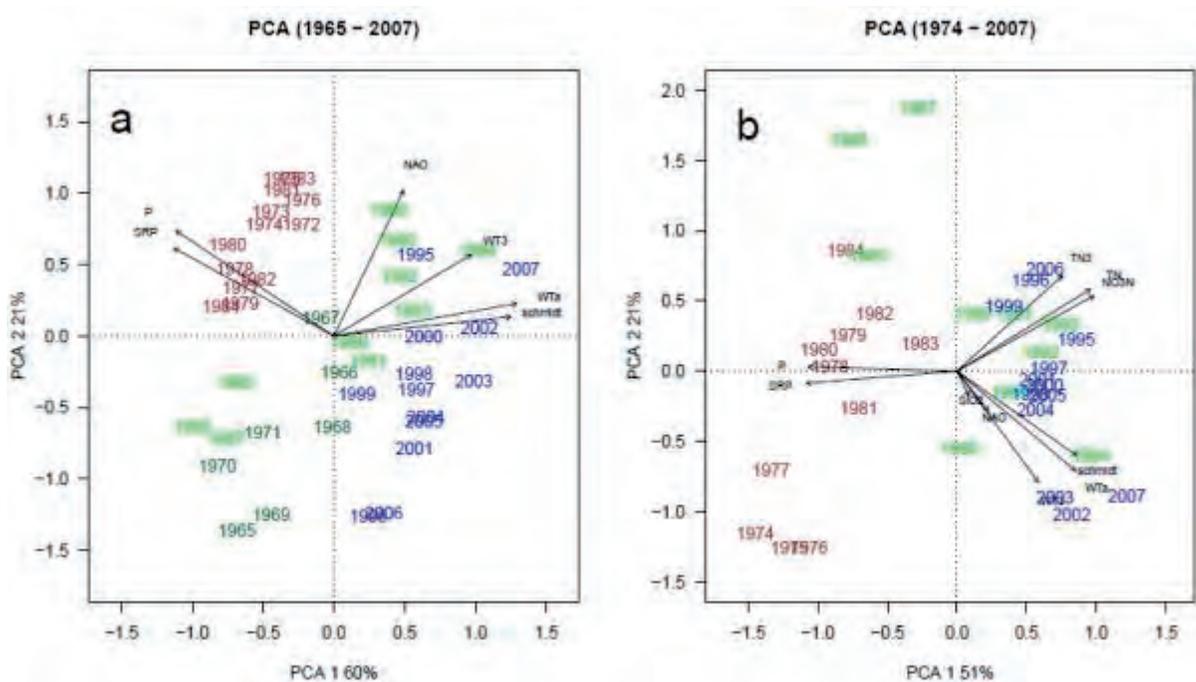


Abbildung 3.1.7: Hauptkomponentendiagramm der zwei ersten Hauptachsen (PCA1, PCA2) der Umweltvariablen, die Prozentangabe gibt die erklärte Variabilität der entsprechenden Achse an. **a)** voller zeitlicher Umfang des Datensatzes mit den bereits von Beginn an (1965) erhobenen Variablen. **b)** Ordination mit dem erweitertem Satz von Umweltvariablen bei zeitlich reduziertem Datensatz ab 1974. Benachbarte Jahre sind mit einer unterbrochenen blauen Linie verbunden und stellen die Trajektorien dar. Die Schriftfarbe der Jahreszahl steht für den Trophiegrad des Systems, basierend auf dem TP_{MIX} -Zirkulationswert (braun: $> 70 \mu\text{g/L}$, grün $> 20 \mu\text{g/L}$, blau $< 20 \mu\text{g/L}$). Die mesotrophen Jahre wurden nochmal unterteilt in Jahre vor (dunkelgrün) und nach (hellgrün) dem Eutrophierungshöhepunkt. Die Länge und Richtung der Pfeile gibt die Korrelationsstärke der jeweiligen Umweltparameter mit den beiden Hauptkomponentenachsen an.

Die zweite Hauptkomponentenanalyse ab 1974 zeigt zusätzlich die durch die Stickstofffraktionen, die Silikatdaten und den pH-Wert bedingte Variabilität des Systems. Auch hier werden die zwei gegensätzlichen Effekte von Klima- und Nährstoffänderungen deutlich. NAO und temperaturassoziierte Variabilität stehen weiterhin gegenüber SRP und TP, allerdings nun in

annähernd 120° Abwinkelung, so dass sich die Stickstoffachse mittig einfügt und nicht mit den Phosphorkonzentrationen korreliert.

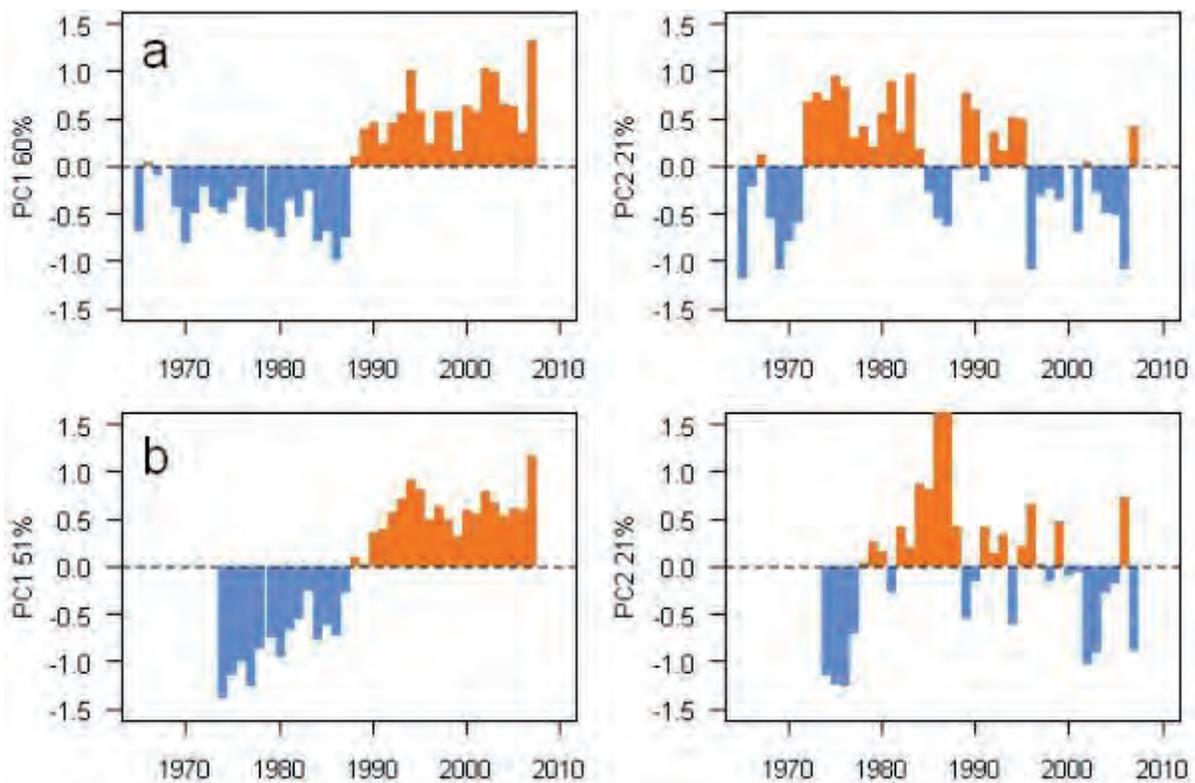


Abbildung 3.1.8: Zeitliche Abfolge der Hauptkomponenten-Scores der ersten und zweiten Achse basierend auf den zur Verfügung stehenden Umweltvariablen **a)** ab 1965 und **b)** ab 1974. Negative Scores blau, positive Scores rot. Die erste Hauptachse zeigt bei beiden Analysen deutliche Anzeichen eines Regimeshifts ab 1988.

Tabelle 3.1.3: Korrelation der Hauptachsen 1 und 2 mit den Umweltvariablen (*axis loading*). Signifikanzniveaus: * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$, n.s. nicht signifikant, $n = 43$ (1965-2007), 33 (1974-2007)

	1965 - 2007		1974 - 2007	
	PCA 1	PCA 2	PCA 1	PCA 2
TP_{MIX}	-0,81 ***	0,53 ***	-0,93 ***	n.s.
SRP	-0,82 ***	0,45 **	-0,94 ***	n.s.
TN	-	-	0,84 ***	0,46 ***
TN3	-	-	0,66 ***	0,52 **
NO3N	-	-	0,86 ***	0,42 **
SRSi	-	-	n.s.	n.s.
WTa	0,93 ***	n.s.	0,74 ***	-0,62 ***
WT3	0,70 ***	0,41 **	0,51 **	-0,69 ***
Schmidt	0,90 ***	n.s.	0,75 ***	-0,52 **
NAO	0,36 *	0,74 ***	n.s.	-0,39 *
pH	-	-	n.s.	0,45 **
Jahr	0,75 ***	n.s.	0,92 ***	n.s.

Die Hauptfaktorenanalyse kann die abiotischen Faktoren, die das System des Bodensee-Pelagials geprägt haben, nicht scharf voneinander trennen, so dass entgegen der ursprünglichen Annahme keine eindeutige Zuordnung der beiden Hauptachsen zu beispielsweise einerseits trophiebedingter und andererseits klimabedingter Variabilität möglich ist. Die zeitliche Synchronität von Re-Oligotrophierung und dem Wassertemperaturanstieg kann demnach nicht durch eine Reduktion auf die Hauptkomponenten ausgeräumt werden, so dass die individuellen Variablen in den folgenden Auswertungen explizit weiterverwendet werden müssen und es nicht, wie ursprünglich mit dieser Analyse bezweckt, möglich ist, z. B. die Summe der klimatischen Einzelfaktoren durch eine Hauptkomponente zu ersetzen. Zur Vermeidung von Multikollinearität, d.h. der Verwendung einer Vielzahl hoch korrelierender Variablen in der statistischen Auswertung, wird der Variablendatensatz für die weiteren Analysen aber auf die Faktoren „Phosphorassoziierter Nährstoffanstieg“ (TP_{MIX}) und „klimatische Variabilität“ (WTa, WT3) beschränkt werden. Deren Bedeutung für die langfristige und saisonale Entwicklung von Algenbiomassen und Phytoplankton-Zusammensetzung wird in den folgenden Kapiteln analysiert.

3.2 Entwicklung der taxonomischen Artenvielfalt und Diversität

Systematische Zusammensetzung der Bodensee-Phytoplanktongemeinschaft

Die Datengrundlage für die im Folgenden dargestellten statistischen Auswertungen dieser Phytoplanktonuntersuchung beruht auf einer korrigierten und über ihren gesamten Verlauf auf Konsistenz der taxonomischen Einheiten überprüften Artenliste (siehe Teil *Daten und Methoden*) des Bodensee-Phytoplanktons. Zählungen von Arten des benthischen Tychoplanktons und Arten, die weniger häufig als 4 Mal vorkamen, wurden dem nächstverwandten Taxon zugeführt. Taxa, die zeitweise als Gattung (*X. spec*) gezählt wurden, deren Artidentität im Nachhinein aber später eindeutig identifizierten Hauptarten zugeordnet werden konnte, wurden zusammengeführt. Die Arbeitsdaten basieren also auf einer konservativen Aggregation des originalen Rohdatensatzes, wobei der Unterschied zwischen der Artenliste der Rohdaten und der für alle weiteren Auswertungen verwendeten korrigierten Artenliste insgesamt 170 Taxa beträgt.

Tabelle 3.2.1: Aufstellung der systematischen Zusammensetzung der erfassten Taxa des Phytoplankton im Bodensee-Obersee und ihrer Zugehörigkeit zu den acht wichtigsten taxonomischen Großgruppen in der bereinigten Artenliste. Die Spalte *Taxa* gibt an, wie viele taxonomische Einheiten in der jeweiligen Algenklasse geführt werden. Die Spalten *Gattungen* bzw. *Arten* benennen die Anzahl der insgesamt ermittelten Genera bzw. tatsächlichen Taxa auf systematischer Artenebene. In den *Sammeltaxa* werden bestimmte, nicht auf Gattungsebene zuordnbare Algen geführt (z.B. „diverse Chlorococcales“). Die Angabe *nur sp.* in Klammern bezieht sich auf Taxa, die nur bis zur Gattungsebene identifiziert wurden. Die Gesamtzahl an einzeln geführten Taxa ergibt sich somit aus der Summe der Kategorien *Sammeltaxa*, *Arten* und (*nur sp.*).

<i>Phylum / Algenklasse</i>		<i>Taxa</i>	<i>Sammeltaxa</i>	<i>Gattungen</i>	<i>Arten (nur sp.)</i>
Cyanophyta	Blau-Grünalgen	30	2	20	22 (6)
Chlorophyta	Grünalgen	71	5	46	47 (19)
Conjugatophyceae	Joch- und Zieralgen	15	1	5	11 (3)
Bacillariophyceae	Kieselalgen	48	2	17	42 (4)
<i>Centrales</i>	<i>zentrische Diatomeen</i>	21		6	21
<i>Pennales</i>	<i>pennate Diatomeen</i>	27	2	11	21 (4)
Dinophyceae	Panzerflagellaten	15	1	5	12 (2)
Cryptophyceae	Schlundalgen	14		5	14
Chrysophyceae	Goldalgen	37	2	24	24 (11)
total		230	13	122	172 (45)

Die bereinigte Artenliste enthält im Untersuchungszeitraum zwischen 1965 und 2007 insgesamt 230 Phytoplankton-Taxa, die sich auf 122 Gattungen in den acht wichtigsten Algengruppen verteilen. Die meisten taxonomischen Einheiten wurden dabei bis zur systematischen Artenebene bestimmt, 45 Taxa konnten von den Auszählern allerdings nur auf Gattungsebene sicher identifiziert werden. Weitere 13 Taxa werden als Sammelgruppen auf Familien- oder Großgruppenebene (z.B. „diverse Chlorococcales“) geführt. Euglenophyceen wurden nur selten im Phytoplankton des Pelagials erfasst und daher nicht als eigene Klasse geführt, ihr Vorkommen nur der Gesamtbioasse zugerechnet. Ebenso wurden die bis 1984 als μ -Algen erfassten Taxa des Pico- (<2 μm) und Nanophytoplankton (<20 μm) in die Gesamtbioasse aufgenommen. Ab April 1984 sind diese vormals nicht eindeutig identifizierbaren μ -Algen

aufgrund einer verbesserten optischen Ausstattung (Wechsel des Mikroskops) hauptsächlich in kleinen Arten der Cyanobakterien und Grünalgen aufgegangen.

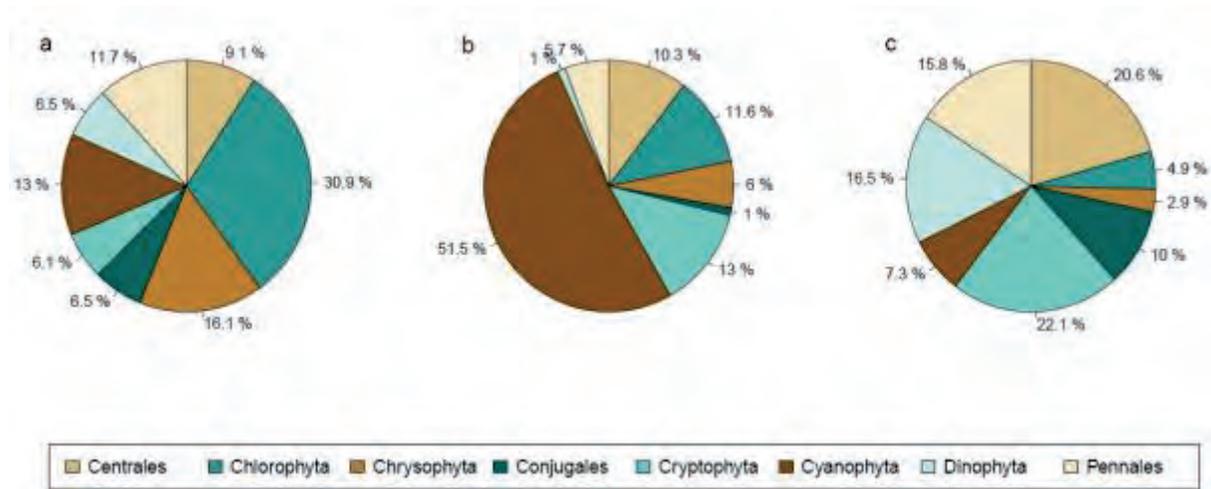


Abbildung 3.2.1: Repräsentanz der verschiedenen im Bodensee-Phytoplankton auftretenden Algengruppen **a)** Prozentuale Zusammensetzung der Phytoplankter in der Artenliste nach taxonomischen Großgruppen **b)** Anteil der acht wichtigsten taxonomischen Algengruppen an der Gesamtabundanz (Zellzahlen) **c)** Prozentualer Anteil der Algengruppen an der mittleren Gesamtbiomasse.

Den Hauptanteil der nachgewiesenen Arten stellten die 71 klassifizierten Taxa der Algenklasse Chlorophyta (Grünalgen), gefolgt von insgesamt 48 Diatomeentaxa und 37 Goldalgenarten. Die restlichen Großgruppen trugen jeweils unter 10% zur Gesamtartenzahl bei. Den größten Anteil an der Gesamtabundanz (Zellzahlen) erreichten mit über 50% die prokaryotischen Cyanophyceen (Blau-Grünalgen), welche aber letztlich aufgrund ihrer geringen Zellgrößen nur etwa 7% der mittleren Biomasse ausmachten. Die höchsten Anteile an der mittleren Biomasse hatten dagegen Diatomeen- und Flagellatenarten aus den Gruppen der Cryptophyten und Dinophyten. Zu den persistentesten Arten gehörten die Goldalge *Erkenia subaequiciliata* (in 988 von 1040 Probenahmen), der Dinoflagellat *Gymnodinium helveticum* (956x) und die Cryptophyceae *Rhodomonas lens* (954x). Die Gesamtliste der 20 häufigsten Arten befindet sich im Anhang.

Kumulative Artenanzahl als Arteninventar

Das Arteninventar des Datensatzes zu einem beliebigen Zeitpunkt besteht aus den kumulativ bis zu dieser Probenahme erfassten taxonomischen Einheiten (Abb. 3.2.2a, rote Linie). Dieser Artenzuwachs ist im Untersuchungsjahr 1965 am höchsten, da während des Verlaufs der typischen Sukzession im ersten Beprobungsjahr ständig neue Taxa erfasst und in die Artenliste aufgenommen wurden. Im zweiten beprobten Vegetationszyklus im Jahr 1966 kamen bereits weniger neue Arten, die 1965 nicht vorkamen, zum Arteninventar hinzu. Ab dem Ende der 1970er Jahre treten für mehrere Jahre keine neuen Taxa mehr auf, so dass sich der kumulative Artenreichtum nicht weiter erhöht. Mit dem Wechsel der optischen Ausrüstung 1984 steigt die Aufnahme neuer Arten in das Arteninventar dann nochmals erneut stark an und flacht erst nach dem Jahr 2000 wieder ab.

Für die Annahme, dass alle im bereinigten Arteninventar geführten Taxa die gleiche Vorkommenswahrscheinlichkeit haben, ergäbe sich über alle 1040 Beprobungen die in der Abbildung 3.2.2a als schwarzes Band dargestellte theoretische kumulative Artenzuwachskurve. Unter dieser Annahme sollte bereits nach einigen Jahren der Großteil der Taxa erfasst worden und die weitgehende Sättigung etwa nach der Hälfte der Zeitreihe eingetreten sein. Diese theoretische Artenzuwachskurve ergibt sich aus einer Randomisierung (100-fach) der Zeitpunkte des ersten Auftretens aller Arten, wodurch die zeitliche Kontinuität entfällt. Ein großer Unterschied zwischen der theoretischen und der tatsächlichen Artenakkumulation kann als Hinweis auf abrupte Veränderungen der Artengemeinschaft gewertet werden, deren Ursache ökologische oder methodische Hintergründe haben kann. Das durch die Beprobungen ermittelte Arteninventar des Bodensee-Phytoplanktons entsteht in zwei separaten Perioden, in denen der Zuwachs neuer taxonomischer Elemente jeweils besonders stark war, und führt so zu einer erheblichen Abweichung zwischen theoretischer und tatsächlicher Artenkumulation. Dabei ist bemerkenswert, dass das Arteninventar des Zeitraums ab April 1984 sich nicht aus größtenteils neuen Arten zusammensetzt. Alle bisher geführten Arten traten noch zumindest zeitweise weiterhin auf, wozu aber sukzessive neue Arten hinzukamen. Lediglich 7 Taxa, meist Sammelgruppen, konnten nun besser angesprochen werden und wurden nicht mehr in der alten Form geführt, sondern gingen als neue Arten in die Artenliste ein.

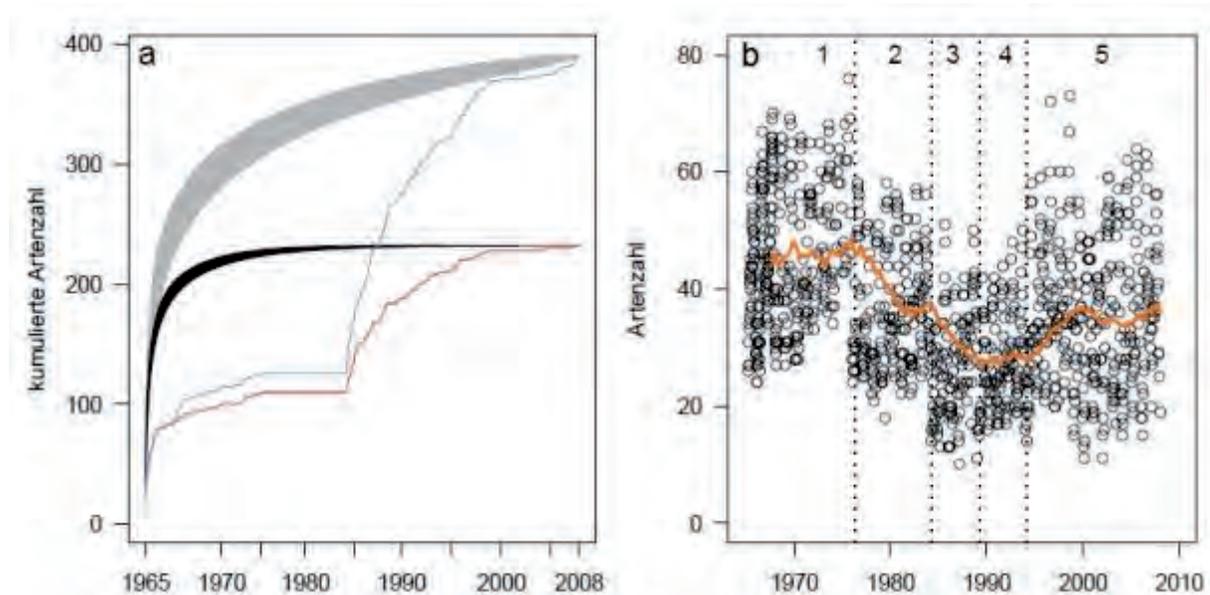


Abbildung 3.2.2: Artenreichtum des Bodensee-Phytoplanktons 1965 – 2007 **a)** Artenanreicherungskurve (kumulativ) über den Untersuchungszeitraum. Dargestellt sind in blau die kumulierte Artenanreicherung des unbereinigten Rohdatensatzes, in rot diejenige des bereinigten, für alle weiteren Auswertungen verwendeten Datensatzes sowie in grau bzw. schwarz die theoretische Artenanreicherungskurve, die sich bei zufälliger, ungerichteter Artenakkumulation im jeweiligen Datensatz ergäbe. **b)** Entwicklung des Artenreichtums per Probenahmetermin. Erfasste Artenzahlen (schwarze Symbole) und gleitender 5-Jahresmittelwert, um saisonale Einflüsse zu glätten (rote Linie). Vertikale gestrichelte Linien zeigen die Zeitpunkte der insgesamt vier Zählerwechsel an. Die Ziffern bezeichnen die Zählerzeiträume.

Der zweite Teil der Abbildung 3.2.2a (blaue Linie) bezieht sich auf den Artenzuwachs des unkorrigierten originalen Rohdatensatzes und ist hier zum Vergleich und zur Verdeutlichung des Ausmaßes der Korrekturmaßnahmen dargestellt. Rohdaten und korrigierte Artenliste un-

terscheiden sich um 170 taxonomische Einheiten, wobei die größten Unterschiede im Artenzuwachs bei den ab 1984 neu aufgenommenen Taxa entstehen.

Artenreichtum und Zählerwechsel

Chronologisch für jeden Probenahmetermin aufgetragen, zeigt die Zahl der ermittelten Arten bzw. der Artenreichtum des Bodenseephytoplanktons bedingt durch die saisonale Sukzession eine hohe intraannuelle Schwankungsbreite (Abb 3.2.2b). Der langfristige Trend bei den Artenzahlen wurde durch die Berechnung des gleitenden fünfjährigen Mittels um die jahreszeitlich bedingte Variabilität bereinigt. Der im Datensatz erfasste Artenreichtum ging demnach während der ersten Hälfte des Untersuchungszeitraumes zurück, stieg in der zweiten Hälfte aber wieder an. Im zeitlichen Verlauf der Rohdaten fällt an vier Zeitpunkten bei jeweils zwei direkt aufeinanderfolgenden Probenahmeterminen eine abrupte Veränderung der Zahl der identifizierten Taxa auf. Diese Sprünge fallen mit den Zeitpunkten der Wechsel beim verantwortlichen Zählpersonal zusammen (vertikale gestrichelte Linien und Ziffern 1-5).

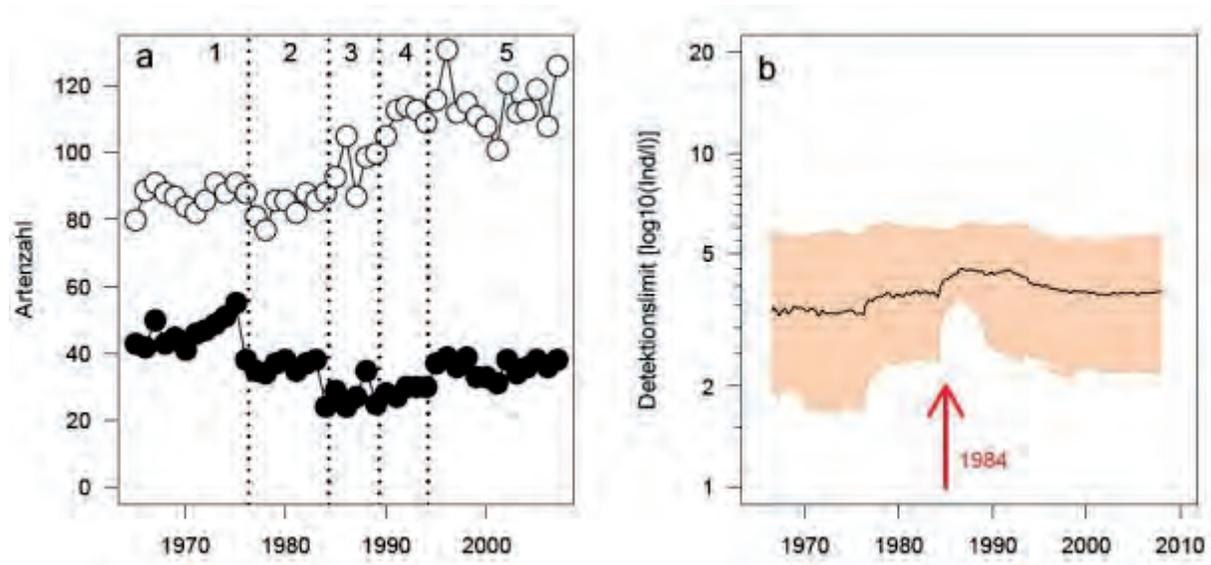


Abbildung 3.2.3: Artenreichtum und Detektionslimit **a)** Gemittelte Artenzahlen für jedes einzelne Jahr im Untersuchungszeitraum. Die schwarzen Symbole stehen für die mittlere Artenzahl pro Probenahme, die weißen Symbole für die kumulierte erfasste Artenanzahl innerhalb eines Jahres. Vertikale Linien bezeichnen die Zählerzeiträume. **b)** Darstellung des Beprobungsaufwands und Veränderungen im Detektionslimit (minimal ermittelte Zellzahlen / Liter). Dargestellt sind der Median (schwarze Linie) sowie das 5% bzw. 95%-Perzentil der Abundanz im 3-jährigen Mittel.

Die Gesamt-Taxaanzahl eines Jahres (kumuliert über die einzelnen Beprobungen innerhalb eines jedes Jahres) nahm nach einer stagnierenden Phase von Anfang der 1980er an stetig zu und flachte erst mit der Verlangsamung der Reoligotrophierung zum Ende der Zeitreihe hin ab (Abb. 3.2.3a, weiße Symbole). Die mittlere Artenzahl pro Probenahme (Abb. 3.2.3a, schwarze Symbole) lag dagegen während des ersten Zählerzeitraumes auf dem höchsten ermittelten Niveau (im Mittel 37 ± 7 Arten, ab 1976 im Mittel 33 ± 5 Arten). Am Ende dieser Zeitspanne wurde ab Januar 1976 die Beprobungsmethode geändert: vor 1976 wurden mehrere Einzeltiefen über den Tiefenbereich von 0-50 m ausgezählt, wogegen ab 1976 nur eine aggregierte Probe im Bereich 0-20 m ausgezählt wurde. Dies entspricht einem Rückgang der Beprobungsintensität und damit erwartungsgemäß auch einem Rückgang der gefundenen Taxa pro Probenahmetag, sollte aber nicht mit einem Rückgang der Gesamt-Taxaanzahl eines

Jahres einhergehen. Da der verantwortliche Zähler noch bis April 1976 an der Auszählung beteiligt war, lässt sich die Auswirkung der Methodenänderung auf die ermittelte Artenzahl abschätzen: von Januar bis April 1975 wurden im Mittel etwa 46 ausgezählt, im selben Zeitraum des Folgejahres kamen im Mittel 27 Arten je Probenahme zusammen. Das Minimum der pro Probenahme bestimmten Arten lag in der dritten Zählerperiode ab 1984. Gleichzeitig gingen die minimal erfassten Zellzahlen der am wenigsten abundanten Arten, ein Maß für den Beprobungsaufwand (Straile et al. 2013), im selben Zeitraum von etwa 100 Zellen auf 10.000 Zellen zurück (Abb. 3.2.3b).

Ein Zusammenhang mit dem trophischen Zustand des Sees (TP_{MIX}) besteht nicht für die im Mittel erfasste Artenzahl pro Probenahme ($p > 0,05$, $R^2 = 0,02$), sehr wohl aber für die Artenzahl pro Jahr bei Einbeziehung der gesamten Zeitreihe ($p < 0,001$, $R^2 = 0,60$) sowie bei Beschränkung der Zeitreihe auf die 0-20 m Beprobungen ab 1976 ($p < 0,001$, $R^2 = 0,78$, Abb. 3.2.4a). Eine weitere Einschränkung der Daten auf den Zeitraum ab dem Mikroskopwechsel 1984 ändert die Steigung der Artenzahl-Phosphor-Beziehung nicht.

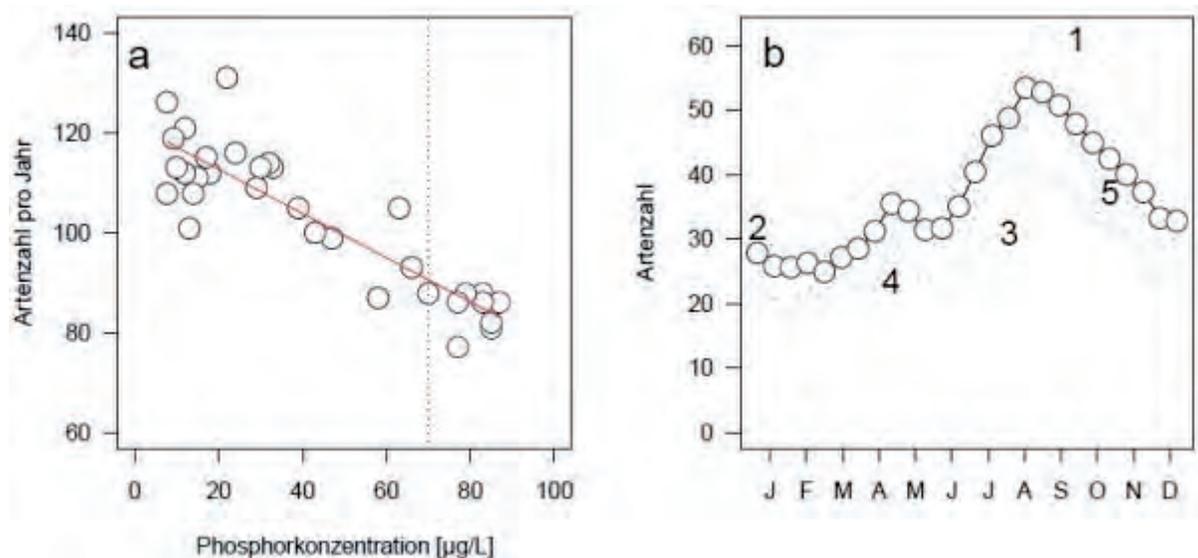


Abbildung 3.2.4: a) Zusammenhang zwischen Trophiegrad und pro Jahr erfasster Artenzahl während der 0-20m Beprobungen (ab 1976) und signifikanter Trend (rote Linie, $p < 0,001$, $R^2 = 0,78$). Die vertikale Linie bezeichnet den Zeitpunkt des Mikroskopwechsels 1984. Die Regression ab diesem Zeitpunkt verläuft entsprechend ($p < 0,001$, $R^2 = 0,57$) b) Saisonaler Verlauf der Artenanzahl im langfristigen Mittel (weiße Symbole) und während der einzelnen Zählerperioden (gestrichelte Linien, Ziffern)

Saisonale Komponente des Artenreichtums

Innerhalb einer typischen gemittelten Vegetationsperiode schwankt die Anzahl gefundener Taxa etwa um den Faktor 2 (Abb. 3.2.4b). Zu Jahresbeginn traten die niedrigsten Artenzahlen auf, diese stiegen im Frühjahr auf ein lokales Maximum, erreichten ihre Höchstwerte aber erst in der zweiten Jahreshälfte zur Sommerblüte.

Der Unterschied des saisonalen Verlaufs des Artenreichtums während der einzelnen Zählerperioden betraf größtenteils nur dessen absolute Höhe, während die generelle Verteilung der Artenzahlen über die Zeitachse der Vegetationsperiode in allen Zeiträumen dieselben saisonalen Muster zeigte. Am stärksten unterschied sich der Artenreichtum der Zählerzeiträume 1 und 3 im Sommer mit einer Differenz von etwa 20 Arten, während der dargestellte mittlere Verlauf des saisonalen Artenreichtums recht gut mit den ermittelten Artenzahlen der Zähler-

perioden 2 und 5 übereinstimmt, obwohl speziell zwischen diesen beiden Zeiträumen der größte Unterschied im Trophiegrad des Bodensees bestand.

Diversität unter Berücksichtigung der Gleichmäßigkeit

Der Verlauf der reinen Artenzahlen und der kumulativen Artenanreicherung zeigt, dass es bei derartig langen Datenreihen Abhängigkeiten von Methodenänderungen gibt (Beprobungstiefe, Probenahmeaufwand, Zählerwechsel, Mikroskopwechsel), die teilweise in ihrem Ausmaß und den Auswirkungen auf die Artenzahlen nicht bekannt waren und auch nicht *a priori* ausgeschlossen werden können. Die Schwankungen der Artenzahl hängen hauptsächlich von Funden bzw. Nicht-Funden vereinzelt vorkommender Taxa ab, während die dominanten Taxa mit hoher Wahrscheinlichkeit immer sicher angesprochen wurden. Dem wurde mit zwei methodischen Ansätzen begegnet: Die Beschränkung der Artenliste auf die „ökologisch relevanten“ Arten sowie die Verwendung von Diversitätsindizes, die auch die Häufigkeit und Verteilung der Taxa miteinbeziehen. Somit sollte sich ein ausgewogeneres Bild der Diversitätsentwicklung ergeben können und auch die ökologische Interpretation der Artenzahlenentwicklung ermöglicht werden.

Dominante Arten

Um die oben beschriebenen Auswirkungen der Aufnahme seltener Arten in die Taxaliste zu verringern, wurde die Artenliste für diese Teilauswertung auf diejenigen Taxa beschränkt, die einen erheblichen Teil zur Biomasse der Algengemeinschaft beitrugen (Sommer 1983). Zu diesen dominanten Taxa gehören diejenigen Arten, die, nach ihrer Biomasse der jeweiligen Probenahme geordnet, zusammen zu 80% der relativen Biomasse einer Beprobung beitragen.

Dabei handelt es sich um 148 verschiedene Taxa, die mindestens bei einer Probenahme zu den dominanten Arten gehörten. Es lässt sich festhalten, dass die Anzahl der Taxa, die zum Erreichen dieses Schwellenwerts notwendig war, während eines Zeitraumes bis etwa 1990 relativ stabil blieb (im Mittel 7 Arten), während in der zweiten Hälfte der Zeitreihe kontinuierlich mehr Arten notwendig waren, um diese definierte Biomassenschwelle zu erreichen (Abb. 3.2.5a). Die Saisonalität zeigt dabei kaum Unterschiede zum generellen mittleren Jahresverlauf der Artenzahlen unter Einbeziehung aller Arten. In der zweiten Hälfte der Vegetationsperiode sind im Mittel mehr Arten dafür notwendig, um 80% der relativen Biomasse zu erfassen (Abb. 3.2.5b).

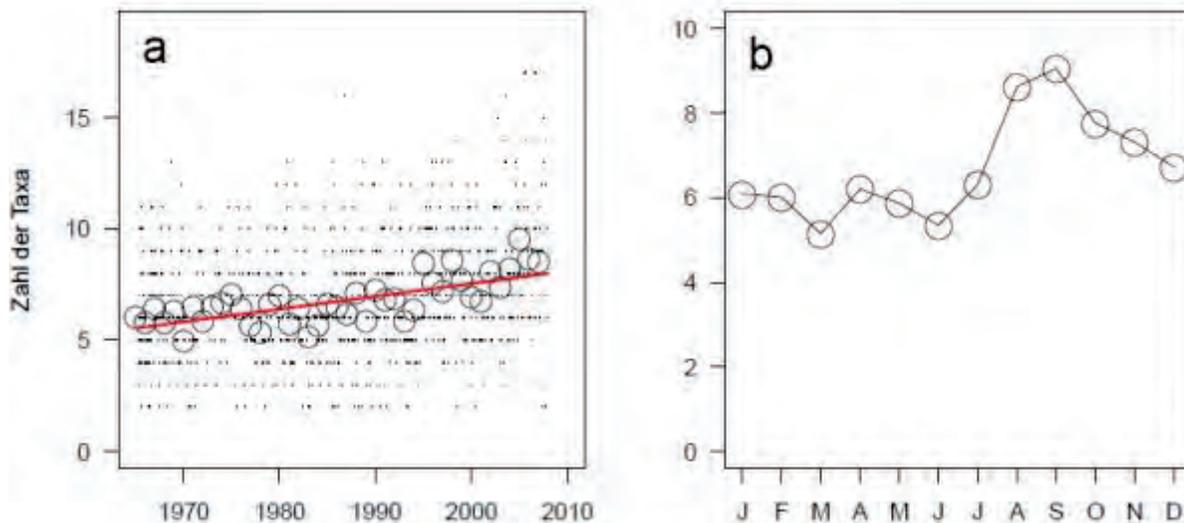


Abbildung 3.2.5: a) Artenzahl per Probenahme, die notwendig ist, um kumulativ 80% der Biomasse eines Probenahmetermins zu erreichen, sowie entsprechendes Jahresmittel und Trendlinie ($p < 0,001$, $R^2 = 0,52$) b) Mittlerer saisonaler Verlauf der Artenzahlen, die notwendig sind, um kumulativ 80% der Biomasse eines Probenahmetermins zu erreichen.

Shannon-Index und Eveness

Die langfristige Dynamik der beiden Indizes „Shannon“ und „Eveness“ für den Bodensee-Phytoplanktondatensatz fällt weniger extrem aus als diejenige des Artenreichtums (Abb. 3.2.6). Beide Diversitätsindizes zeigen ebenso wie die Artenzahl eine saisonale Variabilität, die größer ist als die jeweilige langfristige Veränderung. Der Shannon-Index ist quantitativ direkter mit dem Artenreichtum verbunden und entspricht in seinem Hauptmuster dem Verlauf der auf die dominanten Arten beschränkten Artenliste. Der Shannon-Index schwankt im gleitenden 5-Jahresmittel auf niedrigem Niveau, die Werte bewegen sich im Mittel um einen Wert von $2,2 \pm 0,2$ Einheiten. Damit kommen extreme Unterschiede in einzelnen definierbaren Perioden der Zeitreihe nicht mehr vor. Das auffälligste Merkmal der Entwicklung der Shannon-Diversität ist ein stetiger Anstieg zwischen ihrem Minimum ca. 1990 und dem Maximum am Ende der Zeitreihe, das zumindest teilweise mit dem Zeitraum des Anstiegs der Artenzahlen zusammenfällt, aus dem sie sich errechnet. Im Gegensatz dazu steigt die Ausgeglichenheit (Eveness) stetig über die gesamte Zeitreihe an und weist so auf eine sich zunehmend verringernde Bedeutung dominanter Arten auch bereits in der ersten Hälfte der Zeitreihe hin. Davon beeinflusst zeigt sich auch die Beziehung zwischen dem Diversitätsindex Eveness und dem Trophiegrad des Bodensees.

Die Shannon-Diversität weist ein eindeutiges saisonales Maximum im Hochsommer auf mit Minima während der Mischungsperiode (März) und während der Klarwasserphase. Im Gegensatz dazu ist die Eveness am geringsten während der Klarwasserphase und im Frühsommer, aber auf relativ hohem Niveau vom Spätsommer bis zum Ende des Winters.

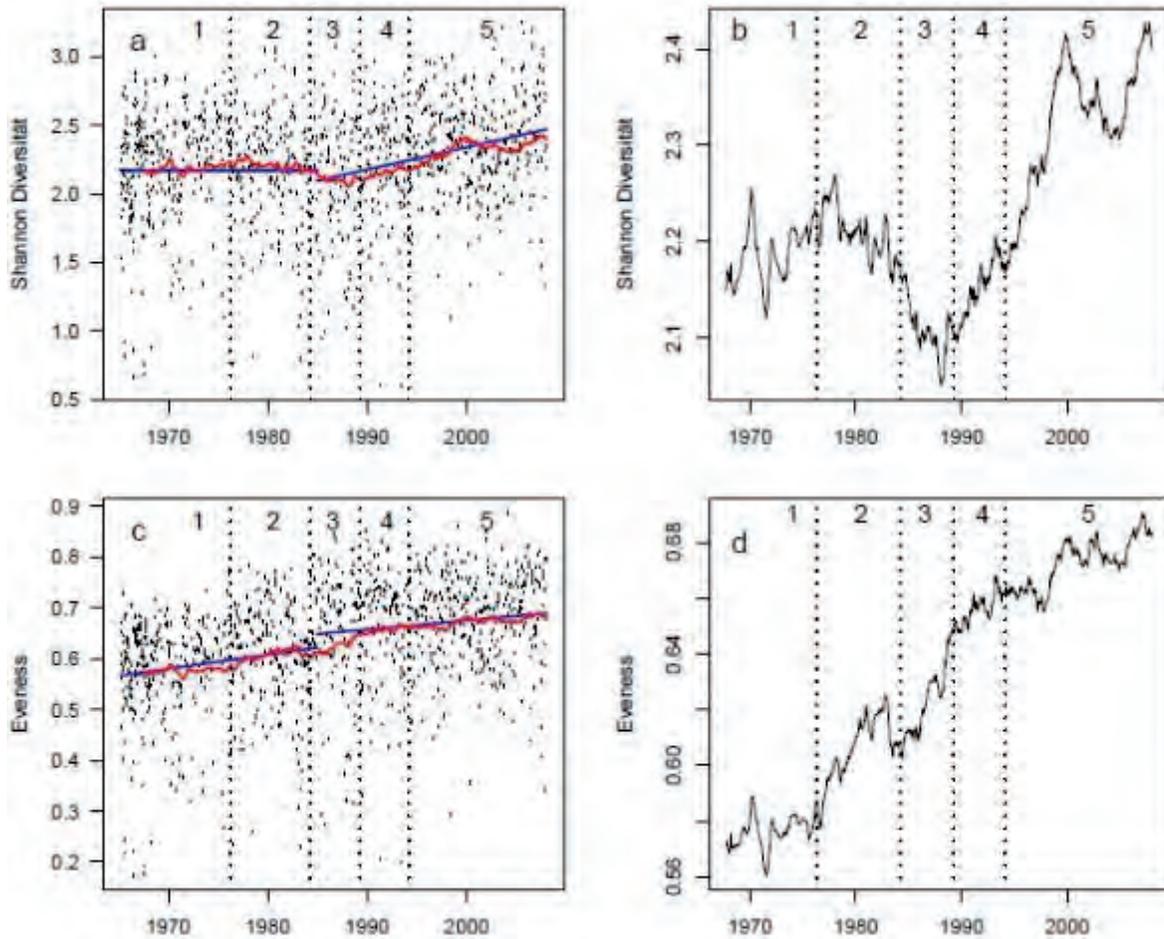


Abbildung 3.2.6: Entwicklung der Shannon-Diversität sowie der Evenness (Ausgeglichenheit). **a)** Shannon-Diversität per Probenahmetermin **b)** Shannon-Diversität im gleitenden 5-Jahresmittel **c)** Evenness per Probenahmetermin **d)** Evenness im gleitenden 5-Jahresmittel

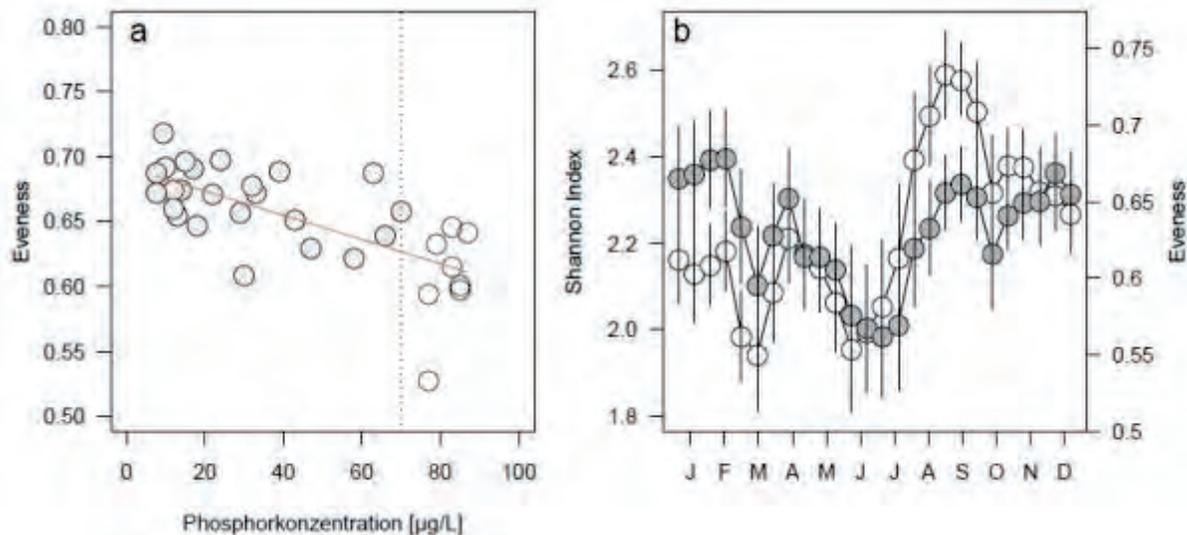


Abbildung 3.2.7: **a)** Zusammenhang zwischen der Ausgewogenheit (Evenness) der Phytoplanktongemeinschaft und dem Trophiegrad des Bodensees während der 0-20m Beprobungen (ab 1976) und signifikanter Trend (rote Linie, $p < 0,0001$, $R^2 = 0,47$). Die vertikale Linie bezeichnet den Zeitpunkt des Mikroskopwechsels. **b)** saisonale Verläufe von Shannon-Diversität (weiße Symbole) und Evenness (graue Symbole) im Mittel über den Untersuchungszeitraum. Beide Indizes zeigen Minima während der Winterzirkulation (März) und der Klarwasserphase und Maxima in der zweiten Jahreshälfte.

Turnover

Mit dem Jaccard-Distanz-Index kann dargestellt werden, wie sehr sich zwei aufeinander folgende Probenahmen ähneln, indem das Verhältnis zwischen der Zahl der gemeinsamen Arten und der gesamten Zahl von Arten beider Gemeinschaften berechnet wird. Dies gilt als Maß für den Artenwechsel (Arten *turnover*) und gibt Hinweise auf besondere Ereignisse, z. B. relevante Störungen im System. Bei dem für diese Langzeitstudie betriebenen Beprobungsaufwand mit zweiwöchentlichen Intervallen liegt der mittlere Distanzwert zwischen zwei Probenahmen bei etwa 40%, wobei es einen abrupten Unterschied zwischen den Probenahmen vor und nach 1984 (29% zu 49%) gibt (3.2.8a), was ein Hinweis auf einen schnelleren Artenwechsel in diesem Zeitraum sein kann, wohl aber größtenteils auf den geringeren Zählaufwand ab 1984 zurückzuführen ist (Abb. 3.2.3.b).

Diese abrupte Veränderung im Artenwechsel findet sich nicht nur von Probenahme zu Probenahme, sondern ebenfalls auf der Ebene aller in einem Jahr vorkommenden Arten (Abb. 3.2.8b). Während sich bis 1984 pro Jahr weniger als 20% der Taxa von den Taxa des Vorjahres unterschieden, nahm der Artenwechsel von Jahr zu Jahr in der zweiten Hälfte des Untersuchungszeitraums auf 50% zu, ging aber zum Ende der Zeitreihe auf einen Unterschied von etwa 30% zurück.

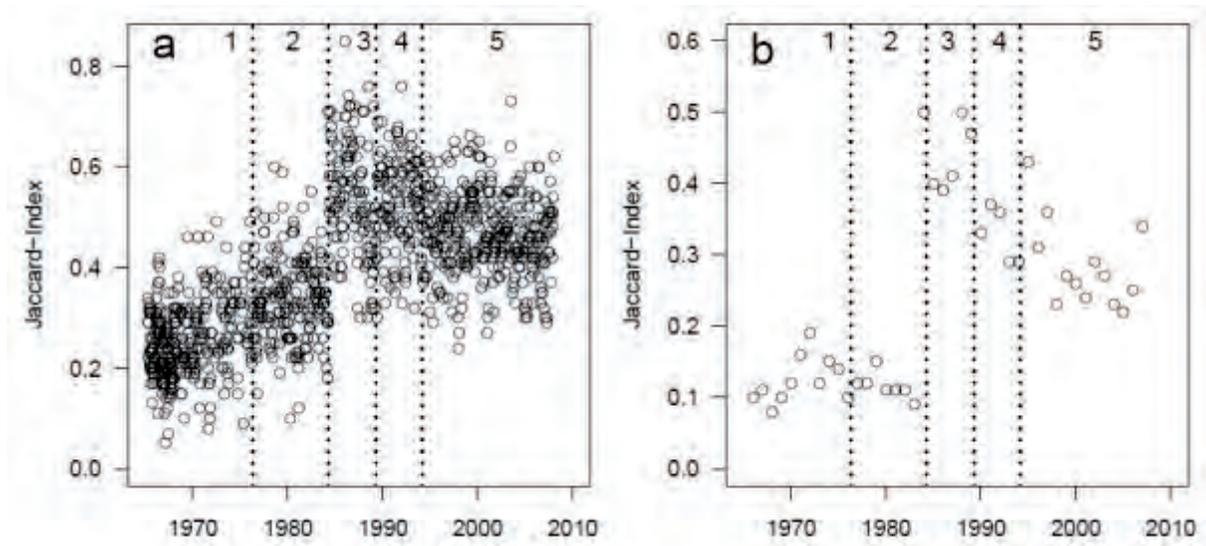


Abbildung 3.2.8: Entwicklung des Artenwechsels (*turnover*) a) Jaccard-Distanz-Indizes von Probenahme zu Probenahme zwischen 1965 und 2007. b) Jaccard-Distanz-Index basierend auf dem Arteninventar jedes einzelnen Jahres.

Zusammenfassend zeigt die Gesamtheit dieser Diversitätsanalysen, dass die verschiedenen Indizes der Diversität und des Artenwechsels von methodischen Veränderungen bei der Beprobung stark beeinflusst werden können. Aus diesem Grund ist eine kritische Analyse des Datensatzes auf bestehende Brüche eine Voraussetzung, bevor der Zusammenhang zwischen Artenvielfalt und ökologischen Faktoren interpretiert wird. Auch eine umfangreiche Bereinigung der Rohdaten kann im Nachhinein trotz aller Sorgfalt nicht alle kritischen Faktoren beseitigen. Für bestimmte Fragestellungen zur Diversität müssen die Analysen unter Umständen mit Teildaten durchgeführt werden. Die Daten zur Diversität des Bodensee-Phytoplanktons legen nahe, dass es mit der Verringerung der Beprobungstiefe, Zählerwechseln und schließlich dem Einsatz einer verbesserten optischen Ausstattung ab 1984 faktisch zur Erfassung einer neuen, umfangreicheren Arteninventarliste gekommen ist.

Die ökologische Interpretation der Diversitätsmuster sollte sich bei dem vorliegenden Datensatz daher auf den Zeitraum ab 1984 beschränken. Für diesen Zeitraum wurde ein Zusammenhang mit dem Trophiegrad des Sees gefunden. Artenzahl, die Diversität und die Ausgewogenheit sind in dieser zweiten Hälfte der Zeitreihe angestiegen und der Diversitätszuwachs fällt mit dem Zeitraum zusammen, in dem die Phosphorkonzentration während der Re-Oligotrophierung einen Schwellenwert von etwa 35 µg/L unterschreitet. Im Gegensatz zur langfristigen Diversitätsanalyse können die saisonalen Diversitätsmuster der typischen Vegetationsperioden eindeutiger und beständiger Aussagen liefern: Die Frühjahrsblüte weist eine geringere Diversität als die Phytoplanktongemeinschaft im Sommer auf, wird also von wenigen Arten dominiert.

3.3 Langfristige Entwicklung von Gesamtbiomasse und taxonomischen Großgruppen

3.3.1 Quantitative Phytoplanktonentwicklung

Das regelmäßige Phytoplanktonmonitoring im Bodensee-Obersee begann 1965 zu einem Zeitpunkt, zu dem die Algenkonzentrationen gegenüber früheren Probenahmen (z. B. Voruntersuchung zum regelmäßigen Monitoring 1963, vgl. IGKB 1989) bereits erhöht waren. Die Jahresmittelwerte der Gesamtphytoplanktonbiomasse lagen somit bereits zu Beginn des Untersuchungszeitraums über einem Wert von 1 mg/L und blieben, allerdings mit teilweise erheblicher interannueller Variabilität, bis Ende der 1980er Jahre relativ stabil auf diesem verhältnismäßig hohen Niveau (Abb. 3.3.1). Ab 1990 sank die Gesamtbiomasse innerhalb weniger Jahre abrupt auf ein niedrigeres, ebenfalls wieder relativ stabiles Niveau von etwa 0,5 mg/L ab. Die Unterschiede in den Mittelwerten dieser zwei aufeinanderfolgenden Perioden höherer bzw. niedrigerer Biomasse sind nach der *Rodionov Regime Shift Detection* (Rodionov 2004) als signifikant ($p < 0,001$) zu betrachten und bezeichnen einen Regimeshift mit Wendepunkt im Jahr 1990. Der Verlauf der Phytoplanktonbiomasse kann dementsprechend auch mit einem logistischen Modell ($p < 0,01$, Wendepunkt 1991, Mittelwertdifferenz 0,57 mg/L) beschrieben werden, das im AIC-Vergleich gegenüber einer linearen Datenbeschreibung ($R^2 = 0,52$, $p < 0,001$) bevorzugt wird. Im Folgenden werden diese beiden Perioden als *Hochbiomassephase* (HBP, bis 1990) und *Niedrigbiomassephase* (LBP, ab 1991) bezeichnet. Als besonders auffällig sticht in dieser Zeitreihe vor allem die Gesamtbiomasse des Jahres 1988 heraus, welche neun Jahre nach dem nährstoffreichsten Jahr mit 1.6 mg/L den höchsten überhaupt im Bodensee-Obersee ermittelten Jahresmittelwert darstellt.

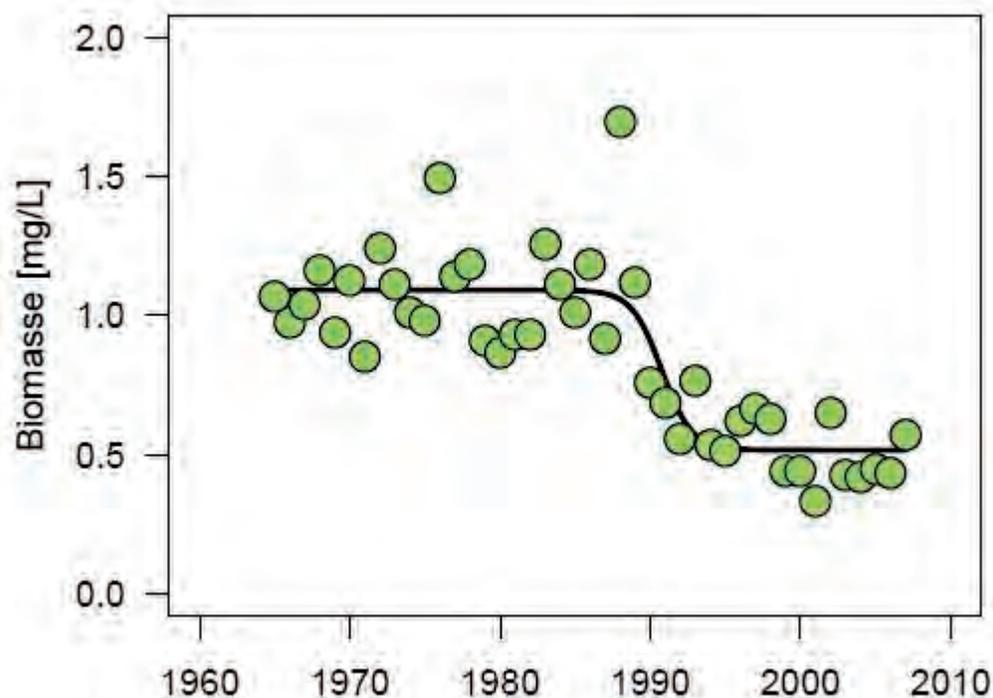


Abbildung 3.3.1: Zeitlicher Verlauf der Phytoplankton-Gesamtbiomasse (Jahresmittelwert) mit logistischem Fit (durchgehende Linie). Der AIC-Vergleich bevorzugt das logistische Modell (Wendepunkt 1991, Mittelwertdifferenz 0,57 mg/L, $p < 0,001$) gegenüber dem einfachen linearen Modell (R^2 des linearen Modells= 0,52, $p < 0,001$) als die bessere Annäherung an die ermittelten Daten (modifiziert nach Jochimsen et al. 2013).

Zusammenfassend lässt sich bei der Betrachtung der **Gesamtalgenbiomasse** im Vergleich mit der bereits dargestellten Entwicklung der Phosphorkonzentrationen (Abb. 3.1.4) feststellen, dass im Gegensatz zu den häufig zitierten Zusammenhängen zwischen Nährstoffeinträgen, insbesondere Phosphor, und Phytoplanktonproduktion (siehe vor allem Vollenweider & Kerekes 1982, Schindler 1971, Dillon & Riegler 1974) die dargestellten Algenbiomassen im Bodensee-Obersee den direkten Verlauf der Eutrophierung und der anschließenden Re-Oligotrophierung nicht linear widerspiegeln, sondern sprunghaft auf die Veränderung des Nährstoffgehalts im Seewasser reagiert haben.

Die verschiedenen Algengruppen zeigten in ihrer mittleren Entwicklung individuelle langfristige Biomasseverläufe (Abb. 3.3.2c-j). Zwar entwickelt keine der aggregierten Algengruppen im Untersuchungszeitraum eine klare Dominanz, d.h. keine Algenklasse erreichte einen mittleren relativen Anteil von deutlich über 50% des Gesamtbiovolumens (Abb. 3.3.2b). Allerdings machten die Diatomeen insgesamt (Summe der Centrales und Pennales) im Langzeitmittel etwa $39\% \pm 9\%$ Anteil an der Gesamtbiomasse aus (Abb. 3.3.2a).

Die **Kieselalgen** (Diatomeen, mit den zwei Ordnungen **Pennales** und **Centrales**) zeigten im zeitlichen Verlauf in ihrer Summe die größte Übereinstimmung mit den Gesamtalgen. Betrachtet man jedoch beide Diatomeenordnungen separat (Abb. 3.3.2e+f), ergeben sich zwei gegensätzliche Muster. Die Biomassen der **zentrischen Diatomeen** nahmen mit der Eutrophierung zu und mit der Re-Oligotrophierung anschließend wieder ab. Im Gegensatz dazu erreichten die **pennaten Diatomeen** ihre Maximalbiomassen zu Beginn der Zeitreihe bzw. Ende der 1980er Jahre, während sie sowohl in den eutrophen als auch in den jüngsten oligotrophen Jahren niedrigere Biovolumina hatten. Auch bei den Diatomeen ist die Variabilität von Jahr zu Jahr recht groß, immer wieder treten in einzelnen Jahren deutliche Biomassepeaks auf. Sowohl bei den Centrales als auch bei den Pennales gehörte das Biovolumen des Jahres 1988 zu den höchsten gemessenen Werten und somit tragen beide Gruppen in der Summe viel zu diesem Maximalwert der Gesamtbiomasse in der Zeitreihe bei.

Den zweithöchsten Anteil am Gesamtbiovolumen haben die **Cryptophyceen**, deren Biomasse zu Beginn der Messreihe bereits relativ hoch war und nach einem kurzzeitigen Biomasseminimum mit der Eutrophierung weiter anstieg. Ab 1990 sank jedoch auch die Cryptophyceenbiomasse stetig ab, ihr relativer Anteil am Phytoplanktongesamtbiovolumen nahm allerdings in dieser Zeit zu.

Die beiden Grünalgengruppen **Chlorophyta** und **Conjugales** zeigten einen ähnlich verlaufenden Wechsel von hohen Biomassen während der mesotrophen und eutrophen Phase des Bodensees hin zu rapide abnehmenden Biovolumina nach 1990. Der relative Anteil beider Gruppen, aber insbesondere der Conjugatophyceen, an der Gesamtbiomasse hat sich dadurch in der jüngsten Zeit stark verringert.

Im Vergleich zu den anderen Algengruppen haben sich die Biovolumina der **Dinoflagellaten** (Dinophyta) über die gesamte Zeitreihe relativ wenig verändert, so dass ihr prozentualer Anteil an der Algenbiomasse mit der Re-Oligotrophierung stetig anstieg.

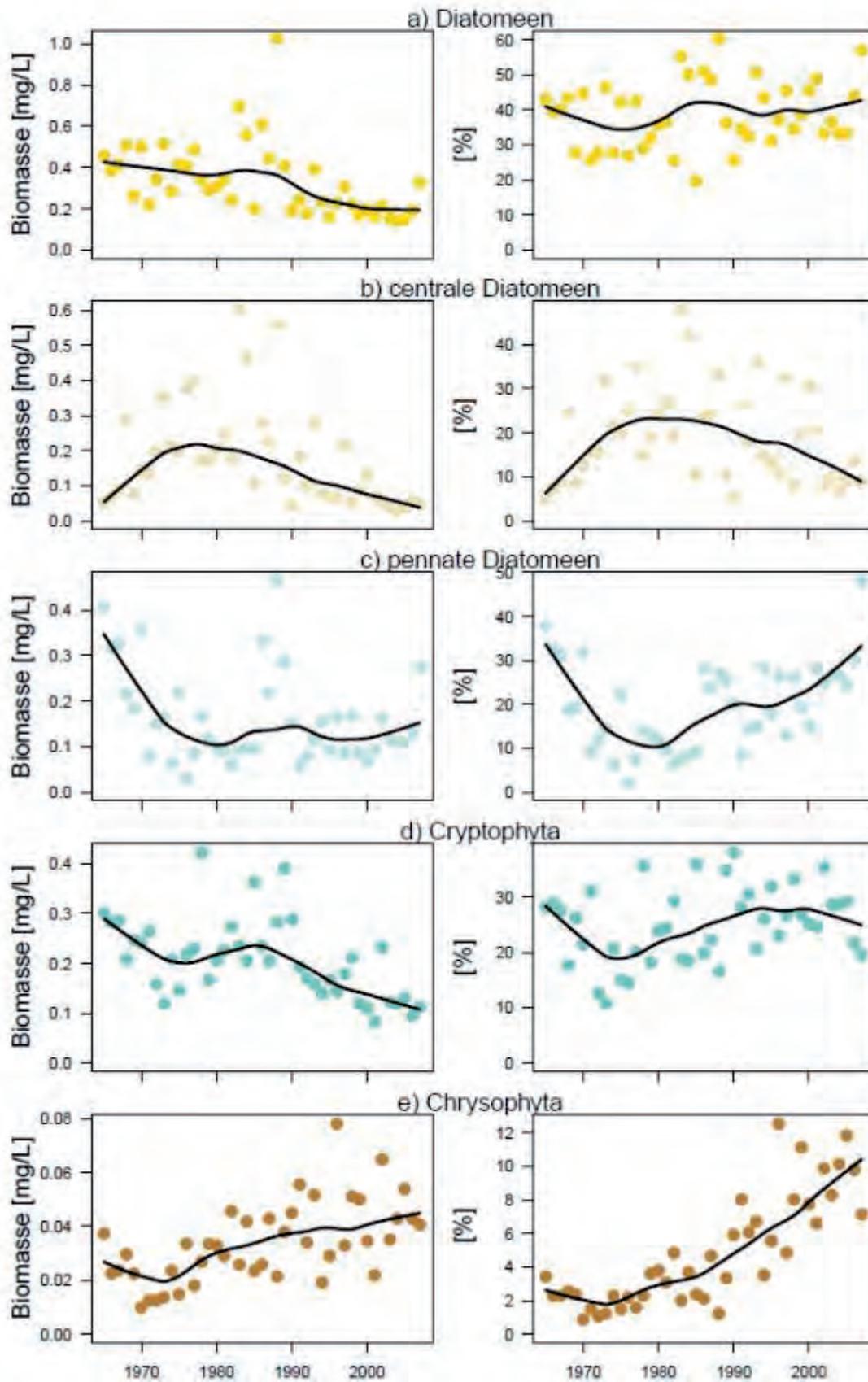


Abbildung 3.3.2 Teil I: Zeitreihen der Biomassen (Jahresmittelwert) der individuellen Algengruppen (linke Spalte) und ihrem relativen Anteil an der Gesamtbiomasse (rechte Spalte).

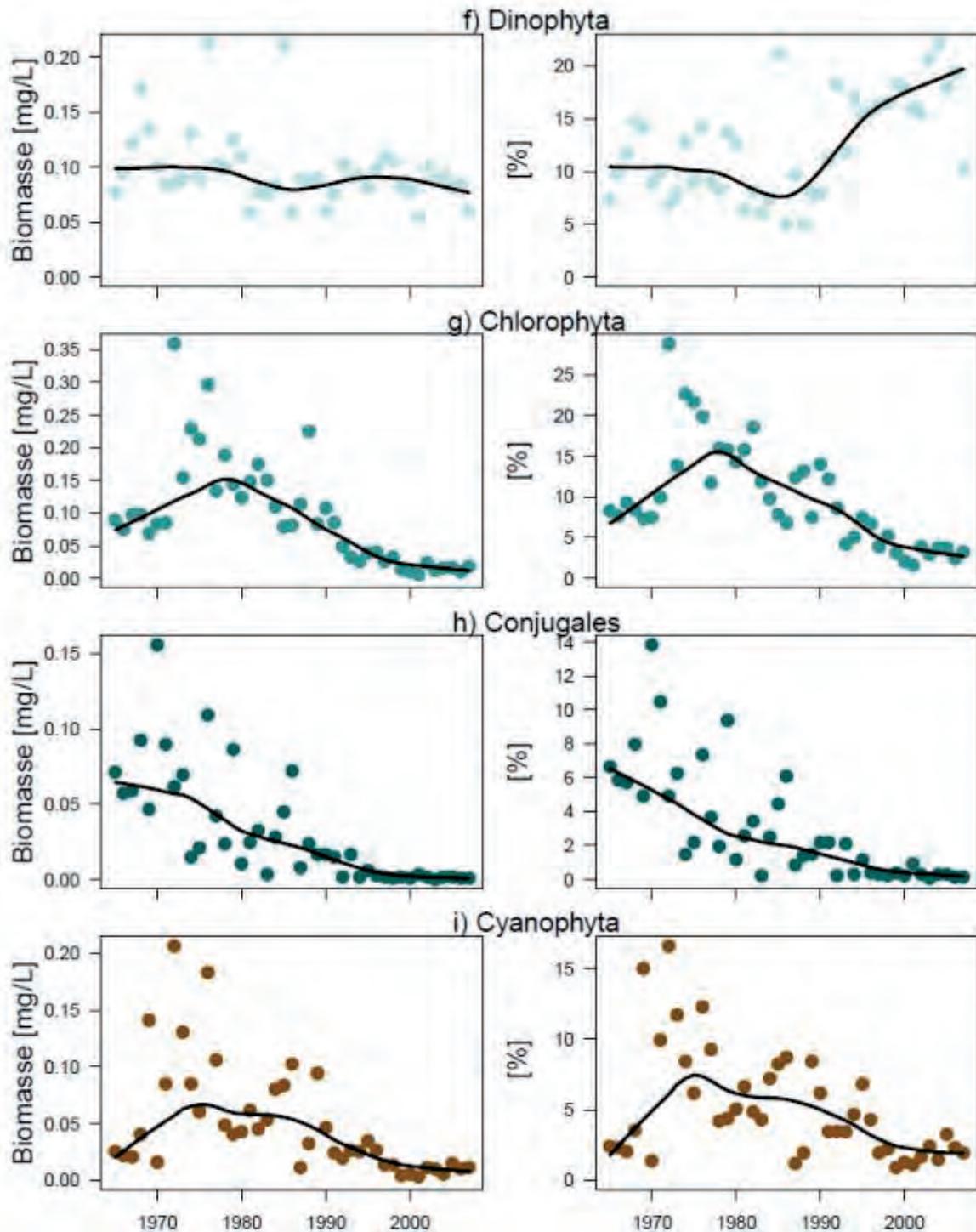


Abbildung 3.3.2 Teil II: Zeitreihen der Biomassen (Jahresmittelwerte) der individuellen Algen­gruppen (linke Spalte) und ihrem relativen Anteil an der Gesamtbio­masse (rechte Spalte).

Die Biomassen der **Cyanophyceen** stiegen zu Beginn der Zeitreihe deutlich an und erreichten in den 1970er Jahren bis zu 10% am relativen Anteil der Jahresmittel­werts, gehörten also, im Gegensatz zu anderen Seen, auch in den nährstoffreichsten Jahren zumindest im Jahresmittel nicht zu den dominanten Gruppen innerhalb der Algengemeinschaft. Bis Mitte der 1980er Jahre blieben die Biomassen weiterhin auf einem hohen Niveau, sanken ab 1990 jedoch wieder stark ab, so dass der relative Anteil seitdem unter 5% blieb.

Unter den taxonomischen Großgruppen sind die **Goldalgen** (Chrysophyceen) die einzige Algenklasse, deren zeitlicher Verlauf einen deutlichen Anstieg zeigt. Die absoluten Biomasse-Jahresmittelwerte haben sich innerhalb des untersuchten Zeitraums in etwa verdoppelt, wodurch sich der relative Anteil von wenigen Prozentpunkten zu Beginn der Zeitreihe auf über 10 % in den letzten Jahren vervielfacht hat.

Die überwiegende Zahl der taxonomischen Gruppen zeigten in ihrer Biomasseentwicklung während der oligotrophen Jahre einen Trend zu geringeren Jahresbiomassen, allerdings mit individuellen Abnahmeraten. Die Biomasseveränderungen der pennaten Diatomeen unterlagen keinem klaren zeitlichen Trend, während die Biomassen der Goldalgen im Gegensatz zu den anderen Taxa im Untersuchungszeitraum zunahmen. Diese individuellen Biomasseentwicklungen der Algengruppen über die Zeit hatten Auswirkungen auf die Zusammensetzung der Phytoplanktongemeinschaft, wobei die teils erheblichen Biomasseabnahmen der Chlorophyceen s.l. sowie die Verringerung der Blaualgenanteile und die Zunahmen bei Goldalgentaxa die markantesten Veränderungen waren. Auffällig ist, dass trotz der individuellen Biomasseveränderungen der Algengruppen die Gesamtphytoplanktonbiomasse ab Mitte der 1970er bis zum Ende der 1980er Jahre um einen relativ stabilen Mittelwert schwankte.

3.3.2 Zusammenhang mit den Umweltbedingungen

Die Biomassedynamik der Phytoplanktongemeinschaft und der einzelnen Algengruppen entwickelt sich als Reaktion auf die dominierenden abiotischen Faktoren. Diese wurden in der Hauptkomponentenanalyse identifiziert als der phosphorassoziierte Verlauf der Nährstoffentwicklung während Eu- und Re-Oligotrophierung sowie klimatische Einflüsse, die sich hauptsächlich über den langfristigen Anstieg der mittleren Wassertemperaturen erkennen lassen. In einem ersten Untersuchungsansatz wurden die Phytoplanktonbiomassen auf bestehende lineare Beziehungen zu den wichtigsten abiotischen Faktoren untersucht, um deren generelle Trends und gemeinsame Einflüsse mehrerer Kovariablen gegen die Nullhypothese (keine Zusammenhänge) abzuschätzen, wobei diese vereinfachte Annahme lediglich eine Approximation darstellt. Die meisten Algengruppen stehen in einem signifikanten Zusammenhang mit TP_{MIX} bzw. SRP. Modelle mit einem klimatischen Einfluss in Form von Wassertemperaturen oder Wassersäulenstabilität spielten für die Dynamik der Jahresmittelwerte dagegen keine Rolle oder waren marginal signifikant (z.B. Cyanophyta und WTa, $p < 0,045$). Als bestes lineares Regressionsmodell zur Beschreibung der Entwicklung der Phytoplankton-Gesamtbiomasse ergab sich die Kombination der Umweltparameter Phosphor und Silikat ($R^2 = 0,68$, TP $p < 0,001$, SiO_2 $p < 0,01$). Da in diesem multiplen Modell Silikat negativ mit der Gesamtbiomasse verbunden ist, deutet dies jedoch eher auf eine umgekehrte Kausalität hin, also auf einen Einfluss der Diatomeen als Bestandteil der Gesamtbiomasse auf die gemittelte Silikatzehrung. Im Gegensatz zum Silikat-Jahresmittel steht der Zirkulationswert der Silikatmenge in keinem Zusammenhang mit den Diatomeenbiomassen ($p > 0,05$, jeweils für Centrales, Pennales und Kieselalgen gesamt).

Ökologische Daten sind oft von nicht-linearen Beziehungen geprägt, die sich beispielsweise durch Sättigungsfunktionen beim Erreichen einer Kapazitätsgrenze oder durch sprunghafte Veränderungen beim Überschreiten von Schwellenwerten zeigen. Auch für die Phosphor-Planktonbiomasse-Beziehungen (Watson 1992) bzw. Phosphor-Chlorophyll-Beziehungen (McCauley et al. 1989) existieren solche sigmoiden Modelle.

Da sich bereits bei den zeitlichen Dynamiken des Bodensee-Phytoplanktons nicht-lineare Beziehungen gezeigt haben, und ein multivariater Einfluss von Klima- und Nährstoffvariablen auf die Algenbiomasse erwartet wurde, wurden die Biomassen des Gesamtphytoplanktons und der einzelnen Großgruppen in einem ersten, komplexeren GAM-Modell (Tabelle 3.3.1a), auf ihre Abhängigkeit von TP_{MIX} und WTa untersucht. Sowohl die Biomassen als auch der TP_{MIX} -Wert wurden dazu logarithmisch transformiert. Weil der WTa -Term bei keinem Modell signifikant war, wurde der Einfluss beider Variablen anschließend jeweils im einfachen Modell getestet. Während die erklärte Abweichung im WT -Modell sich durchweg deutlich verringerte, unterschied sich die erklärte Abweichung des TP_{MIX} -Modells bei allen Taxa maximal um wenige Prozent vom komplexen Modell. Dies legt den Schluss nahe, dass die Einbeziehung der Wassertemperatur keinen signifikanten Einfluss auf die Beziehung der Algenbiomassen im Jahresmittel mit dem Phosphorgehalt hatte. Anschließend wurden mit dem Akaike Informationskriterium (AIC) die Anpassungsqualitäten des linearen Biomasse- TP_{MIX} -Modells und des GAM-Modells verglichen.

Das beste Modell nach AIC für die Beziehung zwischen der Gesamtbiomasse und dem Hauptfaktor „Trophie“ in Form der Phosphorkonzentration stellt eine sigmoide Funktion dar (Abb 3.3.3i GAMs), die oberhalb eines Bereich von 40-50 $\mu\text{g/L}$ (entspricht $\log_{10} TP > 1.6$) abflacht und in einen Sättigungsbereich übergeht. Ebenso stehen auch die Biomasseverläufe der Algengruppen in einem signifikanten Zusammenhang mit dem Phosphorgradienten, mit Ausnahme der Dynamik der Gruppe der Dinoflagellaten (Tab 3.3.1). Die Reaktionen der einzelnen taxonomischen Gruppen unterschieden sich allerdings teilweise erheblich und zeigten individuelle Beziehungen zur Phosphorkonzentration, von positiven linearen Verhältnissen (zentrische Diatomeen) über gesättigte und sigmoide Funktionen hin zur komplexen, unimodalen Beziehung der pennaten Diatomeen mit einem Maximum bei mesotrophen Bedingungen und negativen Beziehung der Chrysophyceen, deren Biomasse bei Phosphoranstieg sank (Abb 3.3.3). Als einzige Algengruppe konnte für die Dinoflagellaten kein signifikanter Zusammenhang von Biomasse mit dem Trophiezustand (TP_{MIX}) ermittelt werden.

Taxon	Modell	TP _{MIX}		WTa		Dev. erkl.
		e.d.f.	F	e.d.f.	F	
Total	ges.	2,89	33,3 ***	2,8 e-05	3e-06 ns	75,8 %
	TP _{MIX}	2,89	33,3 ***	-	-	75,8 %
	WTa	-	-	0,94	16,45 ***	29,8 %
CYA	ges.	2,54	21,9 ***	0,69	2,26 ns	69,9 %
	TP _{MIX}	2,43	26,2 ***	-	-	67,2 %
	WTa	-	-	1,8	4,28 *	23,7 %
CHR	ges.	0,91	10,2 **	7,1 e-06	3 e-06 ns	21,3 %
	TP _{MIX}	1,60	5,2 **	-	-	23,5 %
	WTa	-	-	1,39	2,7 ns	14,4 %
CDI	ges.	0,98	46,8 ***	1,8 e-06	2 e-07 ns	53,8 %
	TP _{MIX}	0,98	46,8 ***	-	-	53,8 %
	WTa	-	-	1,81	4,70 *	24,4 %
PDI	ges.	2,97	2,8 *	1,51	2,02 ns	36,1 %
	TP _{MIX}	3,37	3,1 *	-	-	30,2 %
	WTa	-	-	1,64	1,7 ns	12,7 %
DIN	ges.	0,65	1,9 ns	1,5 e-06	8 e-08 ns	5,83 %
	TP _{MIX}	0,65	1,9 ns	-	-	5,83 %
	WTa	-	-	4,40	2 e-05 ns	0,00 %
CRY	ges.	2,38	11,8 ***	2,6 e-05	2 e-06 ns	49,0 %
	TP _{MIX}	2,38	11,8 ***	-	-	49,0 %
	WTa	-	-	0,89	8,14 **	18,1 %
CHL	ges.	3,12	45,5***	0,98	0,51 ns	86,8 %
	TP _{MIX}	3,07	60,0 ***	-	-	85,7 %
	WTa	-	-	2,23	7,91***	39,0 %
CON	ges.	2,77	14,8***	0,67	2,04 ns	71,4 %
	TP _{MIX}	2,84	24,7 ***	-	-	69,7 %
	WTa	-	-	0,96	25,86 ***	39,5 %

Tabelle 3.3.1: Zusammenfassung der statistischen Parameter des Generalisierten Additiven Modells (GAM) für die Beziehung zwischen der *Phytoplankton-Gesamtbioasse (total)* bzw. zwischen den einzelnen *Algengruppen* und den abiotischen Faktoren *Phosphor-Konzentration (TP_{MIX})* und *Wassertemperatur (WT a)* Dargestellt sind die Parameter des komplexen Modells (ges.) sowie der beiden Modelle mit jeweils einem unabhängigen Faktor (TP_{MIX} oder WTa). Im komplexeren Modell ist der Glättungsterm für die Wassertemperatur bei keiner Algengruppe signifikant. Die Spalte ‚Dev. erkl.‘ bezeichnet den Anteil der durch das Modell erklärten Abweichung. Abkürzungen: CYA Cyanophyta, CHR Chrysophyta, CDI zentrische Diatomeen, PDI pennate Diatomeen, DIN Dinophyta, CRY Cryptophyta, CHL Chlorophyta, CON Conjugales (modifiziert nach Jochimsen et al. 2013).

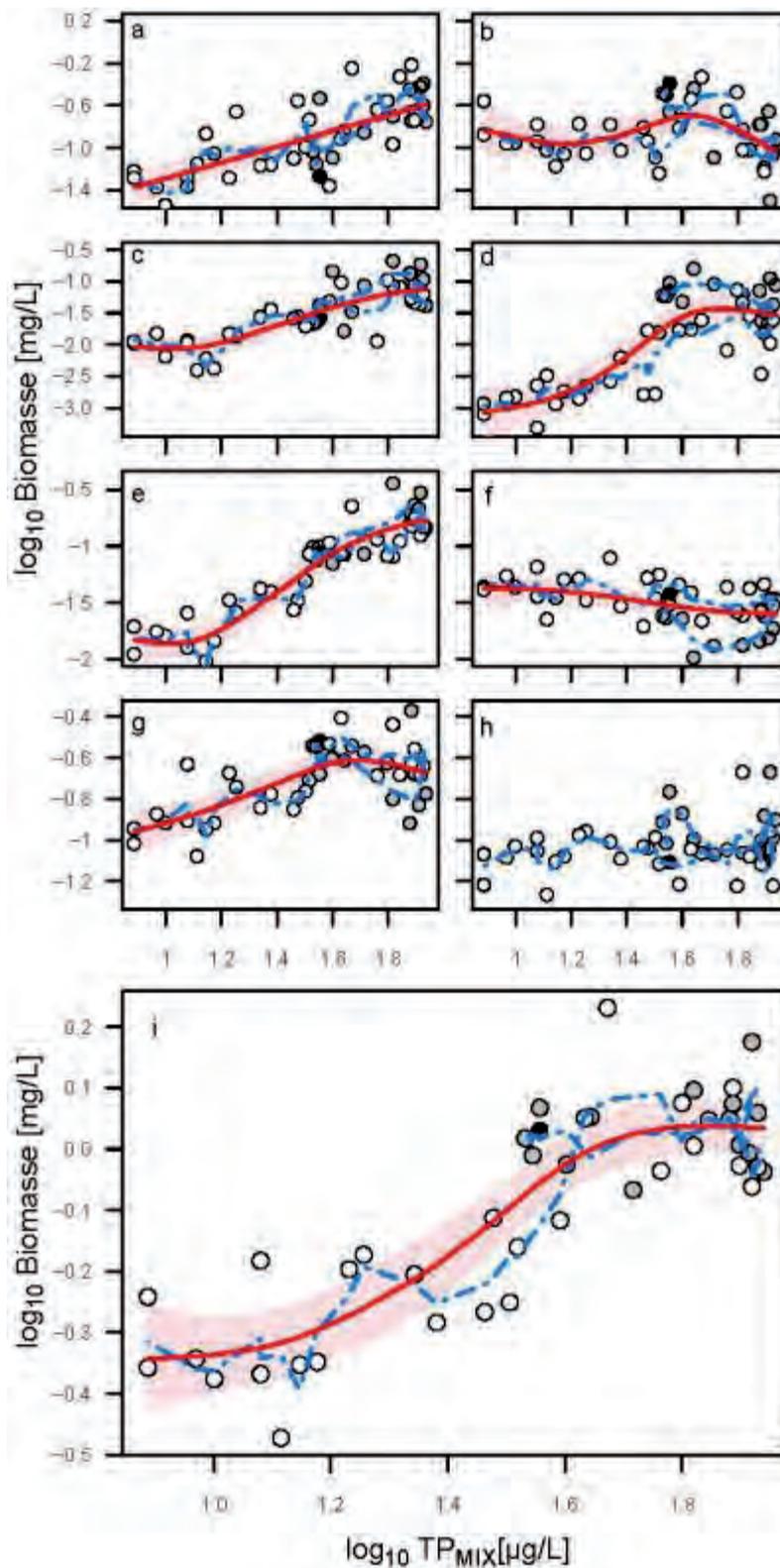


Abbildung 3.3.3: Beziehung zwischen den \log_{10} -transformierten Biomassen der acht wichtigsten taxonomischen Algengruppen sowie der Gesamtbiomasse mit der jährlichen Phosphorkonzentration während der Vollzirkulation als Proxy für den Trophiegrad. Die rote Linie bezeichnet die signifikante Glättungskurve des Generalisierten Additiven Modells mit ihrem Konfidenzintervall (schraffierte Fläche). Die gepunktete blaue Linie stellt den Verlauf der zeitlichen Trajektorien in Form eines gleitenden 3-Jahresmittels dar, beginnend vom ersten Jahr der Zeitreihe (1965, schwarzes Symbol). Die Werte aus den Jahren mit ansteigender TP_{MIX} Konzentration sind grau dargestellt, diejenigen aus den Jahren mit sinkenden TP_{MIX} -Werten weiß. **a)** zentrische Diatomeen, **b)** pennate Diatomeen, **c)** Cyanophyta, **d)** Conjugales, **e)** Chlorophyta, **f)** Chrysophyta, **g)** Cryptophyta, **h)** Dinophyta and **i)** Gesamtbiomasse (modifiziert nach Jochimsen et al. 2013)

Im Zeitraum 1965 bis 1979 reichten die TP_{MIX} Konzentrationen von 36 bis 87 $\mu\text{g/L}$, dieser Wert wurde im Laufe der Re-Oligotrophierung im Jahr 1990 wieder erreicht. Die Jahre mit überlappenden TP-Konzentrationen liegen also zwischen 1965 (TP_{MIX} 36 $\mu\text{g/L}$) und 1990 (39 $\mu\text{g/L}$). Die einzelnen Algengruppen zeigten sowohl auf dem Hinweg der Eutrophierung wie auch auf dem Rückweg zur Oligotrophierung ähnliche Zusammenhänge mit dem Trophiegradienten, dargestellt durch ähnliche, sich überlappende Verläufe der gleitenden 3-Jahresdurchschnittswerte (Abb. 3.3.3, blaue Trajektorien) während dieser Zeiträume. Die größten Unterschiede zwischen zu- und abnehmender Trophie gab es bei den Reaktionen der Chrysophyten und der Dinophyten.

Zum gleichen Ergebnis kommt die multivariate Untersuchung des Zusammenhangs zwischen Trophiegrad und den Veränderungen der Zusammensetzung der Phytoplankton-Lebensgemeinschaft. Die nichtmetrische multidimensionale Ordination dieser Jahresmittelwerte (NMDS) ergibt eine deutliche Klassifizierung der mittleren jährlichen Gemeinschaftszusammensetzung nach Trophiezustand. Die Phytoplanktongemeinschaften der jeweiligen Trophiephasen ähneln sich untereinander mehr, je ähnlicher der trophische Status ist, und gruppieren sich auf den beiden NMDS-Achsen (Abb. 3.3.4a) in die eutrophen Jahre (grüne Dreiecke, $TP_{MIX} > 70 \mu\text{g/L}$), die oligotrophen Jahre (hellblaue Dreiecke, $TP_{MIX} < 20 \mu\text{g/L}$) und die mesotrophe Phase (dunkelblaue Dreiecke). Die als mesotroph definierten Jahre weisen in der Ordination die höchste Streuung auf, wobei sich die unter diese Klassifizierung fallenden Algengemeinschaften vor der Eutrophierung (dargestellt als auf der Basis stehende Dreiecke) und diejenigen nach der Eutrophierung (auf der Spitze stehende Dreiecke) in ihrer Zusammensetzung nicht deutlich voneinander unterscheiden. Dies deutet also ebenfalls darauf hin, dass auf der Betrachtungsebene der Phytoplankton-Großgruppen der Hinweg der Eutrophierung und der Rückweg zu oligotrophen Bedingungen dort ähnlich verlaufen sind, wo während sich überlappenden TP-Bereiche Probenahmen stattgefunden haben.

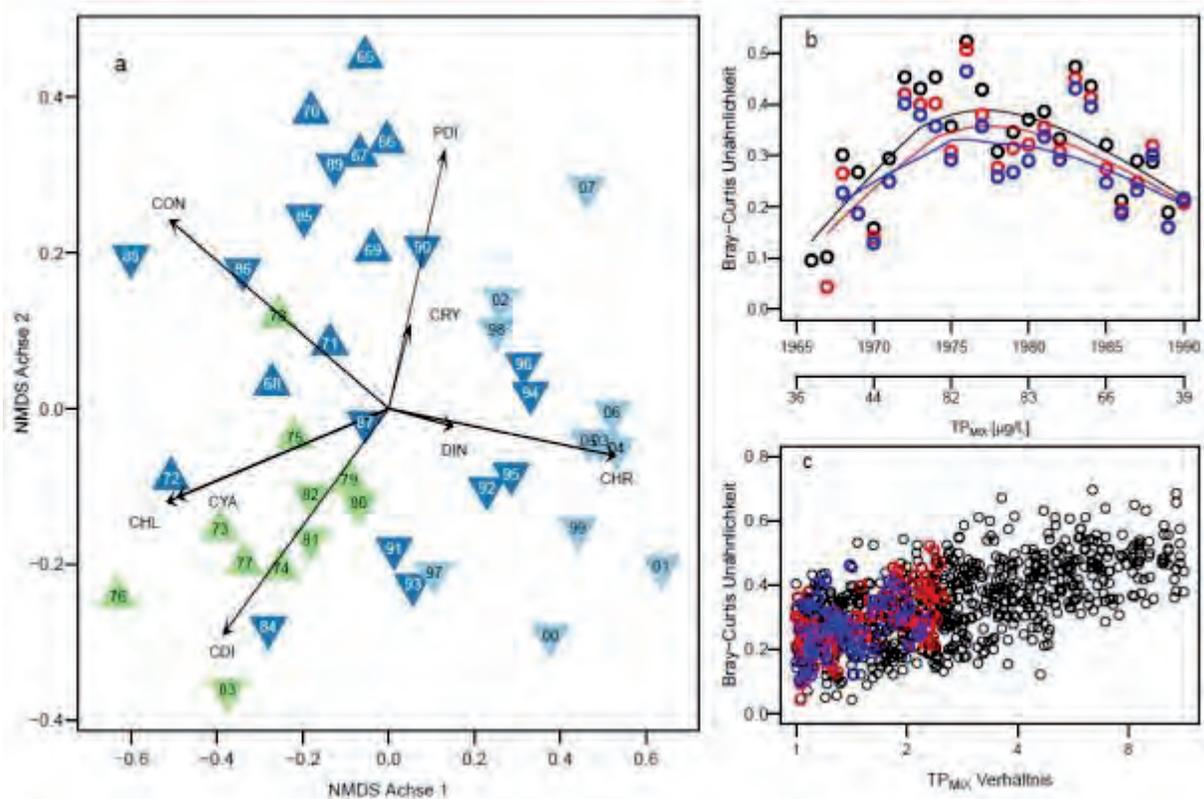


Abbildung 3.3.4: Multivariate Analysen zur Entwicklung der Phytoplanktongemeinschaft. **a)** NMDS **b)** Veränderung der Bray-Curtis Unähnlichkeit der Phytoplanktonzusammensetzung von 1965 bis 1990 in Relation zum Referenzjahr 1965 (schwarz), 1966 (rot) bzw. 1967 (blau). **c)** Zusammenhang zwischen der Bray-Curtis Unähnlichkeit der Phytoplanktongemeinschaft und faktoriellen Unterschieden im Trophiegrad (TP_{MIX}). Schwarze Symbole repräsentieren Werte aus dem gesamten Untersuchungszeitraum, die farbigen Symbole stehen für diejenigen Jahre, in denen sich die TP_{MIX} -Werte während Eutrophierung (blau, 1965-1978) und Re-Oligotrophierung (rot, 1979-1990) überlappt haben (also im Bereich zwischen 36 und 87 $\mu\text{g/L}$ lagen). Abbildung modifiziert nach Jochimsen et al. 2013.

Tatsächlich nimmt die Unähnlichkeit der Artengemeinschaft, wenn man die ersten drei Jahre der Zeitreihe als Referenz für die Gemeinschaftszusammensetzung festlegt, bis zu den 1980er Jahren zu, um anschließend bis 1990 wieder abzunehmen (Abb. 3.3.4b). Die Phytoplanktongemeinschaft nähert sich also in ihrer Zusammensetzung wieder einem Zustand ähnlich dem Beginn der Zeitreihe. Die Bray-Curtis-Unähnlichkeit der Phytoplanktonzusammensetzung verschiedener Untersuchungsjahre ist dabei signifikant mit den Unterschieden in den TP_{MIX} -Werten zwischen diesen Jahren korreliert (Mantel-Test $r = 0,62$, $p < 0,0001$). Der Zusammenhang zwischen der Unähnlichkeit der Phytoplanktonlebensgemeinschaft und den faktoriellen Unterschieden in den TP_{MIX} -Werten (Abb. 3.3.4c) hängt nicht von der Richtung der Trophieänderung ab, da sich die Steigungen zwischen den Perioden 1965-1978 (blau, Steigung $0,12 \pm 0,02$ SE, Mantel $r = 0,59$, $p < 0,01$) und 1979 – 1990 (rot, Steigung $0,08 \pm 0,03$ SE, Mantel $r = 0,33$, $p < 0,05$) nicht unterscheiden. Die Änderungsrate der Gemeinschaftszusammensetzung bleibt sogar über den gesamten Bereich möglicher TP-Differenzen stabil. Zusammenfassend verlaufen Hin- und Rückweg der Veränderungen in der Phytoplanktongemeinschaft also zumindest auf der Ebene der taxonomischen Algengruppen und im meso- bis eutrophen TP-Bereich auf ähnlichen Trajektorien.

Die direkte Limitierung der Phytoplanktonbiomassen durch die Phosphorkonzentration stellt einen weitgehend akzeptierten Mechanismus dar. Eine Ko-Limitierung durch Stickstoff während der höchsten eutrophen Phase ist aufgrund der in Kapitel 3.1 beschriebenen Entwicklung der Nährstoffverhältnisse nicht anzunehmen. Dennoch beeinflussen weitere indirekte Auswirkungen der Phosphorverfügbarkeit die Algenentwicklung, deren Ausmaß insbesondere im direkten Vergleich zwischen HBP und LBP deutlich wird. Die Chlorophyllverteilung während der Hochbiomassephase nimmt von der 5m-Schicht an in die Tiefe stärker ab als während der Niedrigbiomassephase, was ein Hinweis auf Lichtlimitation (Selbstbeschattung der Algen durch die hohen Biomassen in den oberen Wasserschichten) sein kann (Abb. 3.3.5a). In der Niedrigbiomassephase hat die Orthophosphat-Limitierung drastisch auf knapp 90% der Beprobungen, also fast über die gesamte Vegetationsperiode, zugenommen, während die Anzahl an Probenahmen mit Hinweis auf Silikatzehrung im Gegenzug etwa um das Dreifache abgenommen hat (Abb. 3.3.5b, c). Als Substitut für die in dieser Zeitreihe nicht aufgenommenen Kohlenstoff-Konzentrationen kann der pH-Wert dienen, der mit leicht saureren Bedingungen in der Niedrigbiomassephase auf eine nachlassende Konkurrenz um CO₂ hinweisen kann (Abb. 3.3.5d). Nachlassender *grazing*-Druck äußerte sich in sinkenden Zooplankton-Algen-Verhältnissen in der Niedrigbiomassephase (Abb. 3.3.5e, f) und kann als Indiz dafür gewertet werden, dass sich die Basis für die pelagische Nahrungskette verkleinert hat.

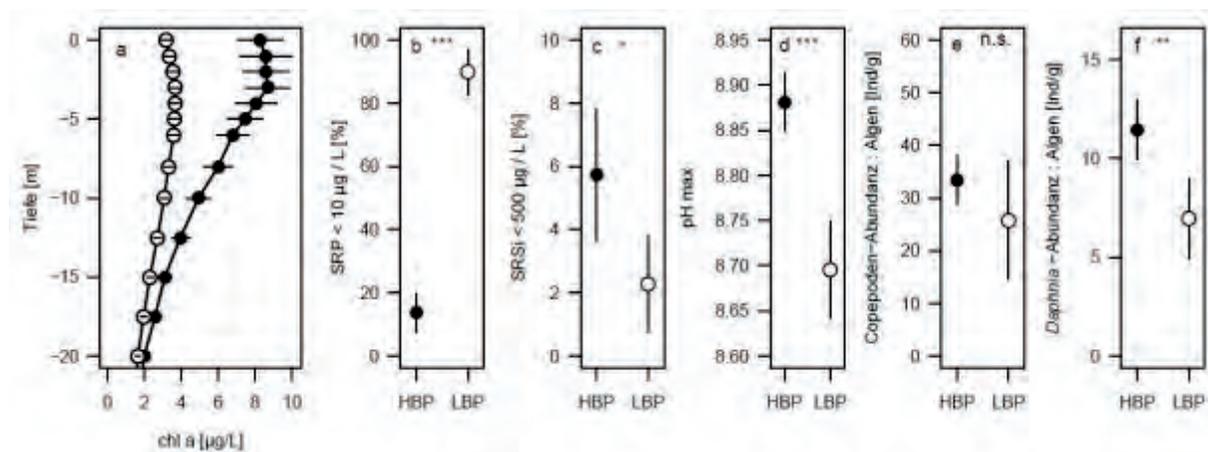


Abbildung 3.3.5: Limitierende Faktoren für die Phytoplanktongemeinschaft während der Hochbiomassephase (HBP, schwarze Symbole) und der Niedrigbiomassephase (LBP, weiße Symbole). **a)** Tiefenprofile der mittleren Chlorophyll a - Verteilung (± 2 Standardfehler) **b)** relative Häufigkeit limitierender Orthophosphat-Konzentrationen (< 10 µg/L) innerhalb des 0-20, Epilimnions **c)** relative Häufigkeit limitierender Silikat-Konzentrationen (< 500 µg/L) innerhalb des 0-20, Epilimnions **d)** Jahresmittelwert der maximalen pH-Werte (auf Monatsbasis) innerhalb des 0-20m Epilimnions **e)** Verhältnis der Daphnien- und **f)** Copepoden-Abundanz zur Algenbiomasse (± 2 Standardfehler). Signifikanzniveaus: * p < 0,05, ** p < 0,001, *** p < 0,0001, n.s. p > 0,05. Abbildung modifiziert nach Jochimsen et al. 2013.

3.3.3 Kompensatorische Dynamiken

Die mittleren Jahresgesamtbiomassen reagierten hauptsächlich auf Veränderungen des trophischen Zustands des Sees. Trotzdem folgte die zeitliche Dynamik der Algen dem Verlauf der Phosphorkurve nicht parallel, sondern zeigte eine eher einer sigmoiden Funktion entsprechende Dynamik der Jahresbiomassen. Auf die relativ stabilen hohen Biomassen des Phytoplanktons während der eutrophen Phase folgte ab 1991 (Wendepunkt der logistischen Funktion) in

der oligotrophen Phase eine weitere Periode mit im Jahresmittel um etwa 50% reduzierter Biomasse (Abb. 3.3.1). Diese beobachtete Stabilität bei der Algenbiomasse ist ökologisch umso interessanter zu untersuchen, weil sich in den beiden stabilen Perioden der trophische Zustand jeweils tatsächlich sehr stark verändert hat. In der Phase hoher Algenbiomassen hat sich von 1965 bis 1979 die Phosphorkonzentration mehr als verdoppelt (von 36 auf 87 $\mu\text{g/L}$) und sich ebenso bis 1990 wieder um die Hälfte verringert (39 $\mu\text{g/L}$). Während des Zeitraums der darauffolgenden Phase mit niedrigeren Biomassen sank die Phosphorkonzentration dann nochmals auf ein Fünftel dieses Werts.

In den beiden separaten Zeiträumen relativer Biomassestabilität gab es jeweils individuelle Veränderungen in der Zusammensetzung der Phytoplanktongemeinschaft. Da, wie beschrieben, für die Algengruppen ein recht enger und individueller Zusammenhang mit der Phosphorkonzentration besteht (Abb. 3.3.3), ergeben sich aus den Einzelreaktionen der taxonomischen Gruppen trotz Veränderungen in der Zusammensetzung der Phytoplanktongemeinschaft in der Summe zwei jeweils relativ stabile Phasen der Gesamtbiomasse.

Das Vorkommen relativ abrupten Wechsel zwischen zwei Stadien unterschiedlich hoher Biomassen ist in der Limnologie nicht unbekannt, ist allerdings meist für flache und kleinere Seen beschrieben worden (Carpenter 2005, Scheffer & Carpenter 2003), in denen sich Phytoplankton-dominierte Stadien mit Makrophyten-dominierten Stadien in Abhängigkeit vom trophischen Status des Sees abwechselten. Arten bzw. funktionelle Gruppen, die unterschiedlich auf ökologische Parameter reagieren, werden, wenn die momentanen Umweltbedingungen für sie nicht optimal sind, von besser angepassten Arten ersetzt. Durch eine solche Kompensation oder Pufferwirkung innerhalb der Artengemeinschaft kann eine Ökosystemfunktion (wie z. B. Biomasse) in ihrer Summe eine Zeit lang aufrecht erhalten werden, während sich zugrundeliegende Umweltparameter ändern (Gonzalez & Loreau 2009, Klug et al 2000). Die gesamte Lebensgemeinschaft „Phytoplankton“ des Bodensees wies demnach eine höhere Stabilität bzw. eine geringere Variabilität auf als die einzelnen Arten bzw. die einzelnen (funktionellen) Phytoplankton-Großgruppen.

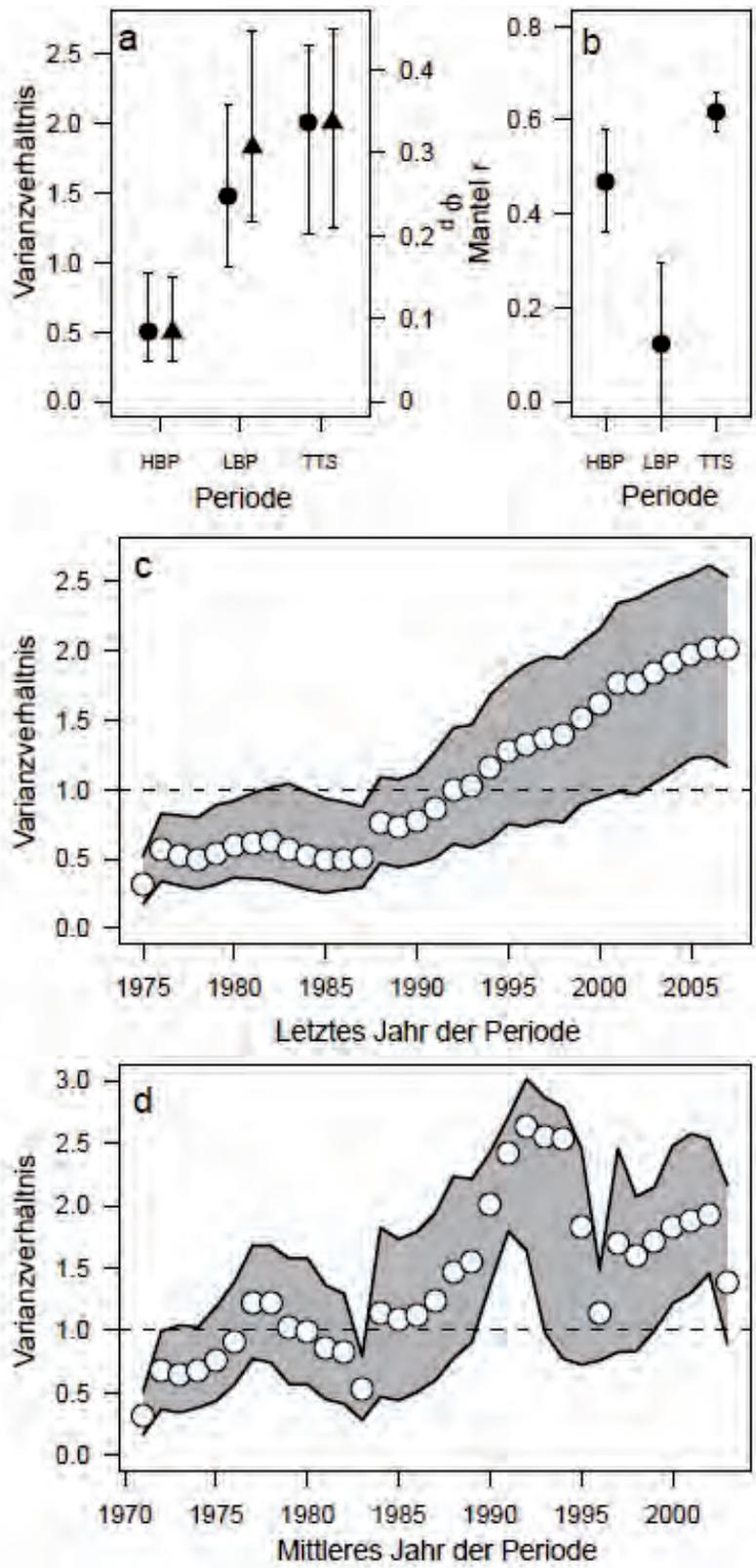


Abbildung 3.3.6: a) Varianzverhältnis bzw. Synchronitätsindex ϕ_p während der beiden Phasen stabiler Biomassen (HBP, LBP) und für die gesamte Zeitreihe. b) Mantel r (± 2 Standardfehler) für die Beziehung zwischen der Phytoplanktonzusammensetzung und dem Trophiegrad während beider Phasen sowie für die gesamte Zeitreihe, c) Dynamik des Variationskoeffizienten basierend auf einem sich erweiternden Betrachtungsfenster (Fenster 1965-1975 bis 1965 – 2007), d) Dynamik des Variationskoeffizienten basierend auf einem gleitenden Fenster von 11 Jahren Länge (alle Fenster zwischen 1965-1975 und 1997-2007). Abbildung modifiziert nach Jochimsen et al. 2013.

Solche kompensatorischen Dynamiken wurden auch für die Biomasseentwicklung im Bodensee-Obersee während der Phase hoher Biomassen gefunden. Die Analyse des Varianzverhältnisses innerhalb der Phytoplanktongemeinschaft ergab für die Hochbiomassephase (HBP) mit Werten um 0,5 eine kompensatorische Dynamik der Algengruppen (Abb. 3.3.6a), für die Periode niedriger Biomassen (LBP) ab 1991 aber eine in Richtung kohärenter (synchroner) Werte verschobene Dynamik. Die Veränderungen in der Phytoplanktongemeinschaftszusammensetzung standen während der Hochbiomassephase in einem signifikanten Zusammenhang mit den Veränderungen des Trophiegrads (Abb. 3.3.6b, Manteltest), während der Niedrigbiomassephase besteht jedoch kein signifikanter Zusammenhang. Diese Ergebnisse zeigen, dass bei der Berechnung der Varianzverhältnisse die zeitliche Skala der betrachteten Gemeinschaftsentwicklung eine entscheidende Rolle spielt. Daher wurde die Berechnung des Varianzverhältnisses auch mit einem sich jeweils Jahr um Jahr verlängernden Zeitfenster durchgeführt, das erst die ersten 11 Jahre umfasste, bis sukzessive alle 43 Jahre in die Berechnung einfließen (Abb. 3.3.6c). So herrschten bis etwa 1987 Varianzverhältnisse um einen Wert von 0,5 herum vor, d.h. die Phytoplanktongemeinschaft wurde bis zu diesem Zeitpunkt vornehmlich von den kompensatorischen Dynamiken geprägt. In den folgenden Jahren, d.h. bereits vor dem Regimeshift und bis 1994, driftet das Varianzverhältnis von Werten knapp unterhalb 1 zu Werten knapp oberhalb 1. Für die Entwicklung des Verhältnisses der Biomassen zueinander wurde also bei einer Betrachtung dieses Zeitraums (1965-1994) eine unabhängige Beziehung der Algengruppen gefunden. Ab 1997 beschreiben die Varianzverhältnisse für die Gesamtzeitreihe dann eine signifikant synchrone Entwicklung der Algengruppen ($VR > 1,5$, $p < 0,05$). Der Verlauf des gleitenden Fensters des Varianzverhältnisses zeigt, dass kompensatorische Dynamiken während der ersten Untersuchungsjahre und nochmals in den 1980er Jahren auftraten, wogegen das Maximum des Varianzverhältnisses, d.h. die synchronste Dynamik in den 1990er Jahren auftrat (Abb. 3.3.6d).

Nachdem gegen 1990 ein kritischer Schwellenwert beim Rückgang der P-Konzentrationen unterschritten wurde, konnte im Ökosystem „Bodenseepelagial“ die Gesamtalgenbiomasse nicht mehr auf dem bisherigen relativ stabilen Niveau aufrechterhalten werden und die Algenbiovolumina sanken infolgedessen sprunghaft innerhalb weniger Jahre auf ein etwa um die Hälfte niedrigeres Biomasseniveau. Dieses blieb wiederum ebenfalls bis zum Ende der Zeitreihe relativ stabil. Es besteht die Erwartung, dass sich die Phosphorkonzentrationen im Bodensee zukünftig nicht mehr stark verändern werden. Daher wird es interessant sein, im Zuge eines weiter voranschreitenden Klimawandels und seiner Auswirkungen auf das physikalische System des Bodensees die weitere Entwicklung der Phytoplanktonbiomassen im Jahresmittel zu untersuchen und dabei im Gegensatz zu den vorherigen Untersuchungszeiträumen nunmehr von einer relativen Stabilität des Nährstofffaktors ausgehen zu können.

3.4 Saisonale Entwicklung von Gesamtbiomasse und taxonomischen Großgruppen

3.4.1 Dynamik der jährlichen saisonalen Biomasseverteilung

Die jährlichen Biomassedynamiken des Phytoplanktons im Bodensee-Obersee zeigten die charakteristischen saisonalen Muster von Seen der gemäßigten Zone, allerdings mit teilweise erheblichen interannuellen Unterschieden (Abb. 3.4.1a-e, schwarze Linie). Die interpolierten Biomasseverläufe der Jahre 1972, 1974 und 1975 beruhen auf einer geringeren Probenahmehäufigkeit (12-15x) als die anderen Untersuchungsjahre. Im Winter lagen die Phytoplanktonbiomassen auf ihren niedrigsten Jahreswerten. In den meisten Jahren traten nach dem Einsetzen der Stratifizierung deutliche Frühjahrs- und Sommer-Herbstmaxima mit dem dazwischenliegenden Biomasseminimum während der Klarwasserphase auf. Ein bis zu tausendfacher Unterschied bestand zwischen den Biomassen im Winter und den maximalen Biomassewerten im Frühjahr oder Sommer. Über den Untersuchungszeitraum hinweg sind mehrfache Veränderungen der saisonalen Biomasseverteilung, sowohl ihre Höhe als auch die zeitliche Verteilung der Maxima betreffend, zu beobachten.

Während der ersten Jahre des regelmäßigen Monitoringprogramms lag die Höhe von Frühjahrs- und Sommerblüten in etwa auf dem gleichen Niveau und die saisonalen Biomassemaxima erreichten selten Werte über 4 mg/L. In den 1970er Jahren begann die Frühjahrsblüte höhere Werte zu erreichen als das Sommermaximum, wobei mehrfach auch Biomassen größer als 4 mg/L registriert wurden. Die relative Bedeutung der Frühjahrsblüte für die Höhe der Jahresmittelwerte ist demnach im Verlauf der Eutrophierung gestiegen. Während der 1980er Jahre bewegte sich die saisonale Verteilung der Phytoplanktonbiomasse nach ähnlichen Mustern, allerdings mit bereits stärkeren Unterschieden zwischen den Verläufen der einzelnen Jahre.

Ab 1990 sanken die Biomassemaxima und die Verteilung der Biomassen veränderte sich dahingehend, dass nun die Sommermaxima die höchsten Werte darstellten. Zudem blieben die Maxima unter 2 mg/L, beide Maxima sind in etwa gleich hoch und die Bedeutung der Klarwasserphase trat zurück, so dass sich in den jüngsten Jahren die Biomasseverteilung über die Vegetationsperiode (März/April bis Oktober/November) relativ uniform darstellt.

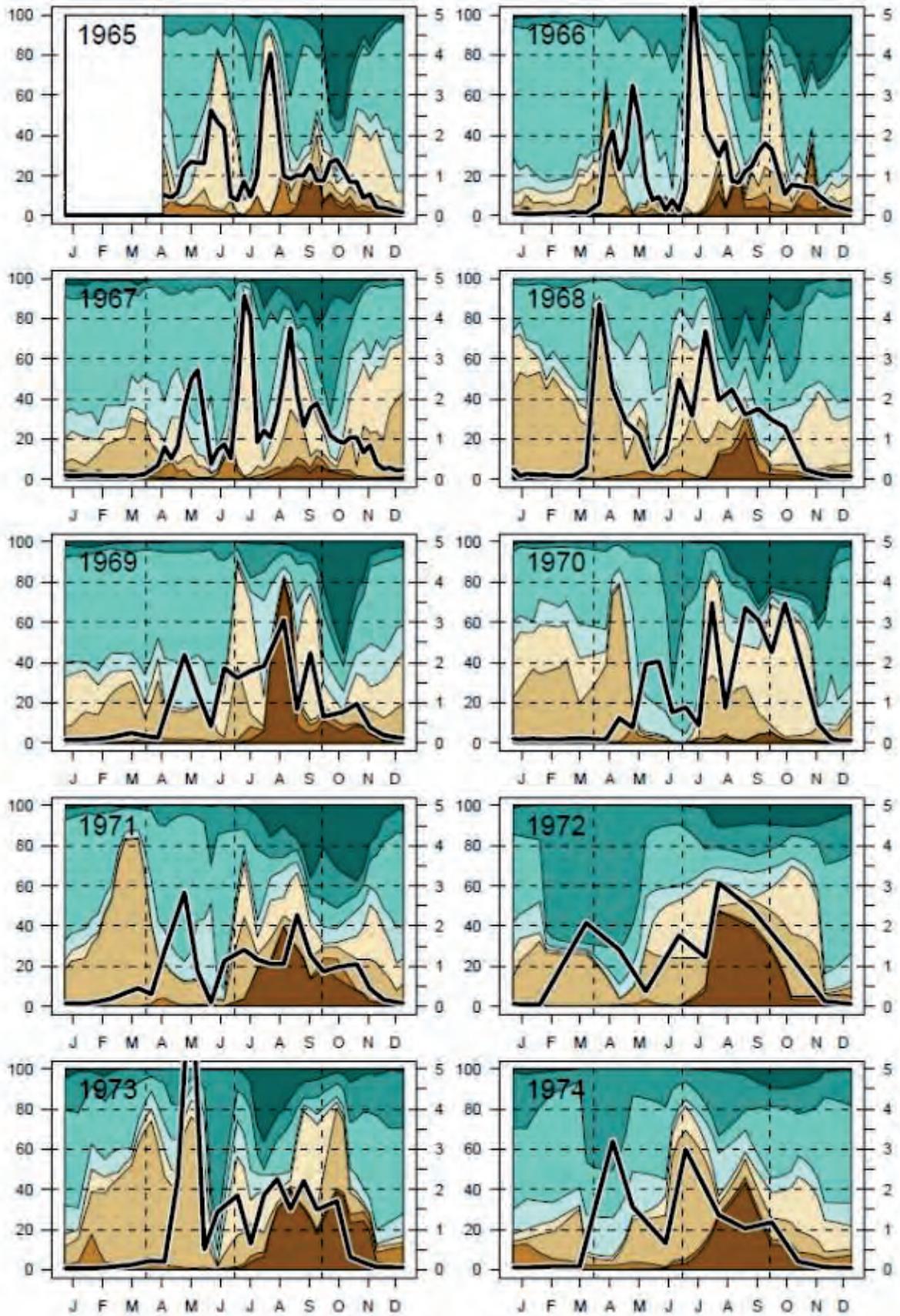


Abb. 3.4.1a: Saisonalität der Phytoplankton-Gesamtbiomasse 1965-1974 (schwarze Linie) und relativer Biomasseanteil der acht wichtigsten Algengruppen in der Reihenfolge Cyanophyta (braun), Chrysophyta, zentrale Diatomeen, pennate Diatomeen, Dinophyta, Cryptophyta, Chlorophyta, Conjugales (dunkelgrün).

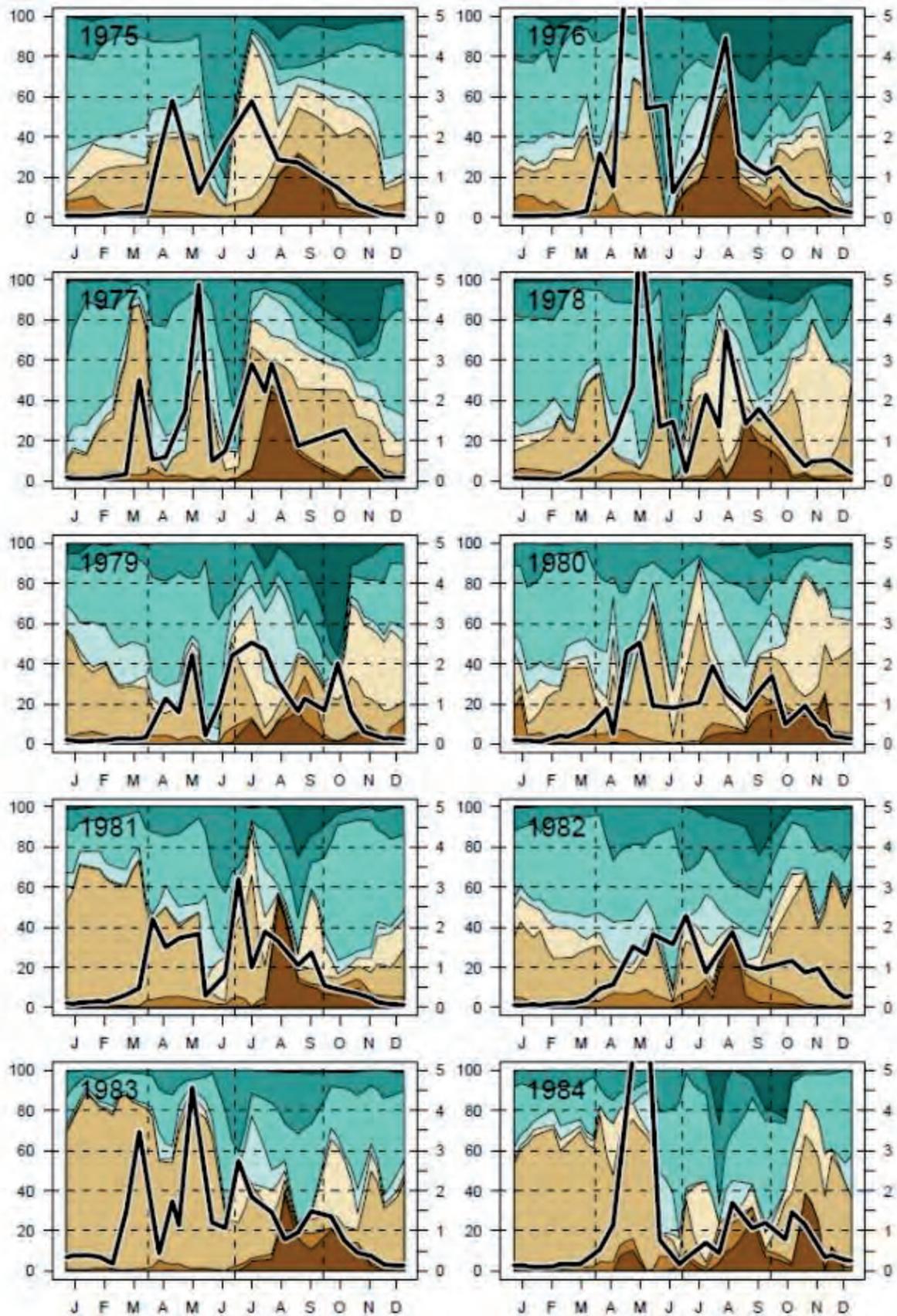


Abb. 3.4.1b: Saisonalität der Phytoplankton-Gesamtbiomasse 1975-1984 (schwarze Linie) und relativer Biomasseanteil der acht wichtigsten Algengruppen in der Reihenfolge Cyanophyta (braun), Chrysophyta, zentrale Diatomeen, pennate Diatomeen, Dinophyta, Cryptophyta, Chlorophyta, Conjugales (dunkelgrün).

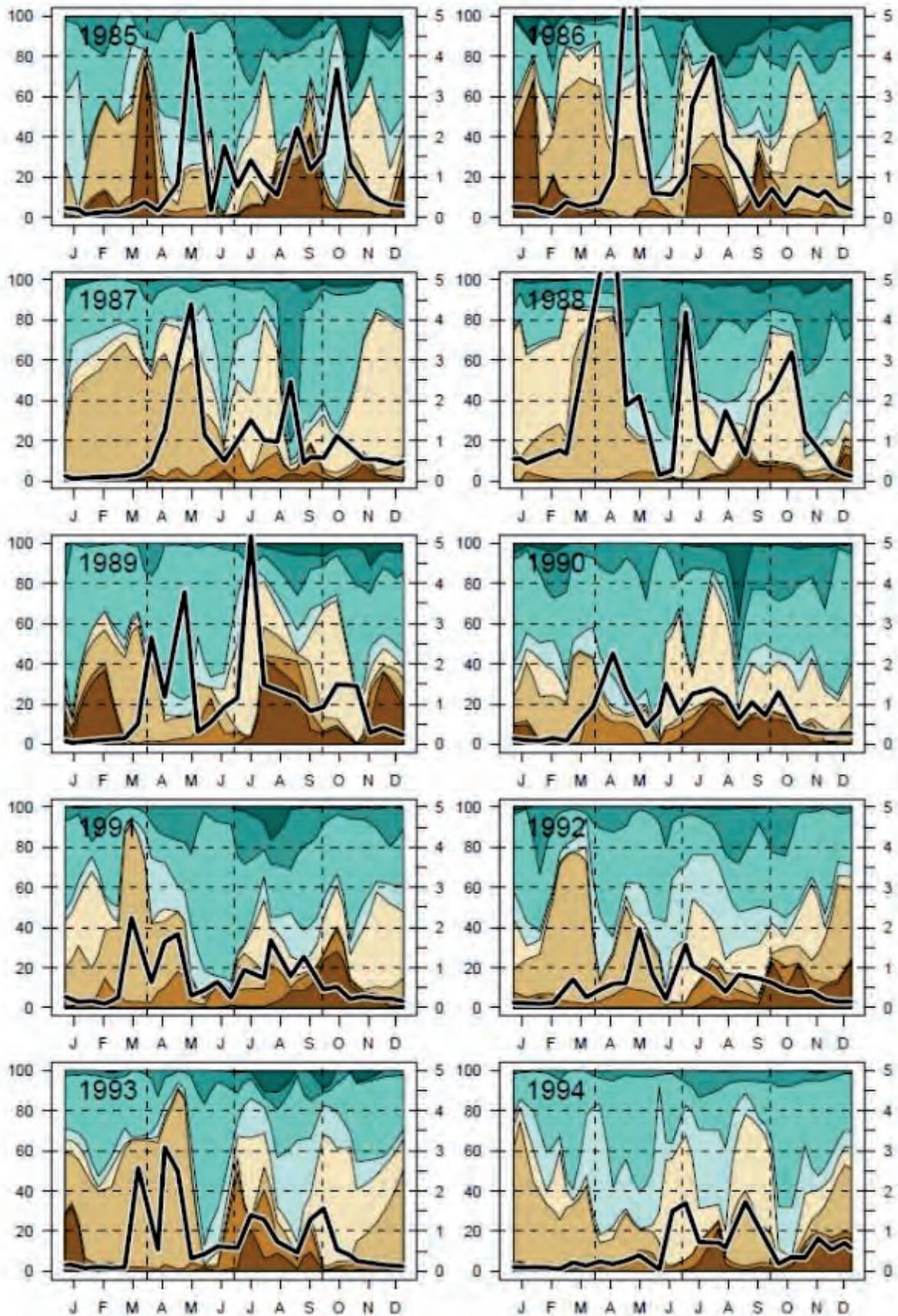


Abb. 3.4.1c: Saisonalität der Phytoplankton-Gesamtbiomasse 1985-1994 (schwarze Linie) und relativer Biomasseanteil der acht wichtigsten Algengruppen in der Reihenfolge Cyanophyta (braun), Chrysophyta, zentrale Diatomeen, pennate Diatomeen, Dinophyta, Cryptophyta, Chlorophyta, Conjugales (dunkelgrün).

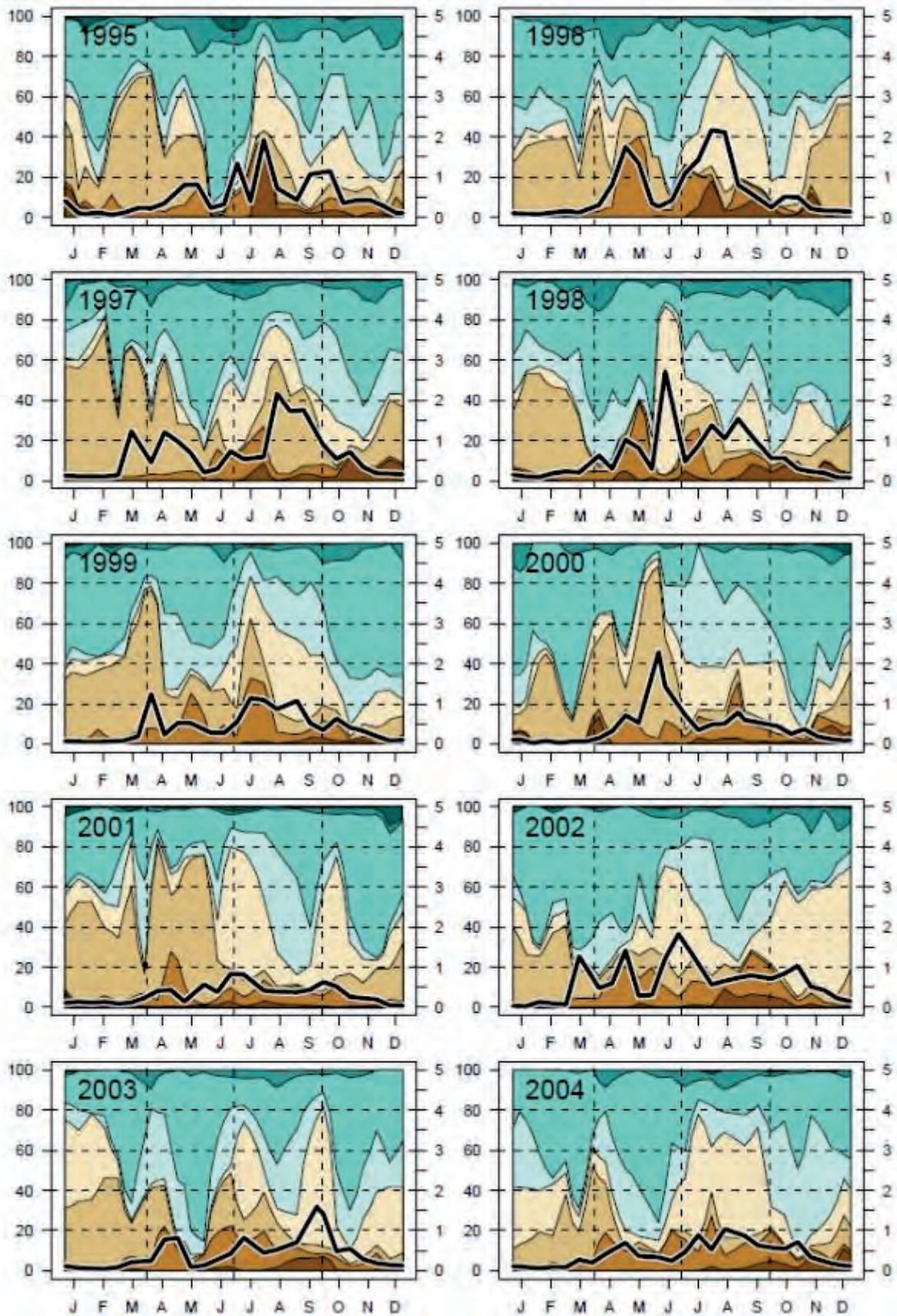


Abb. 3.4.1d: Saisonalität der Phytoplankton-Gesamtbiomasse 1995-2004 (schwarze Linie) und relativer Biomasseanteil der acht wichtigsten Algengruppen in der Reihenfolge Cyanophyta (braun), Chrysophyta, zentrale Diatomeen, pennate Diatomeen, Dinophyta, Cryptophyta, Chlorophyta, Conjugales (dunkelgrün).

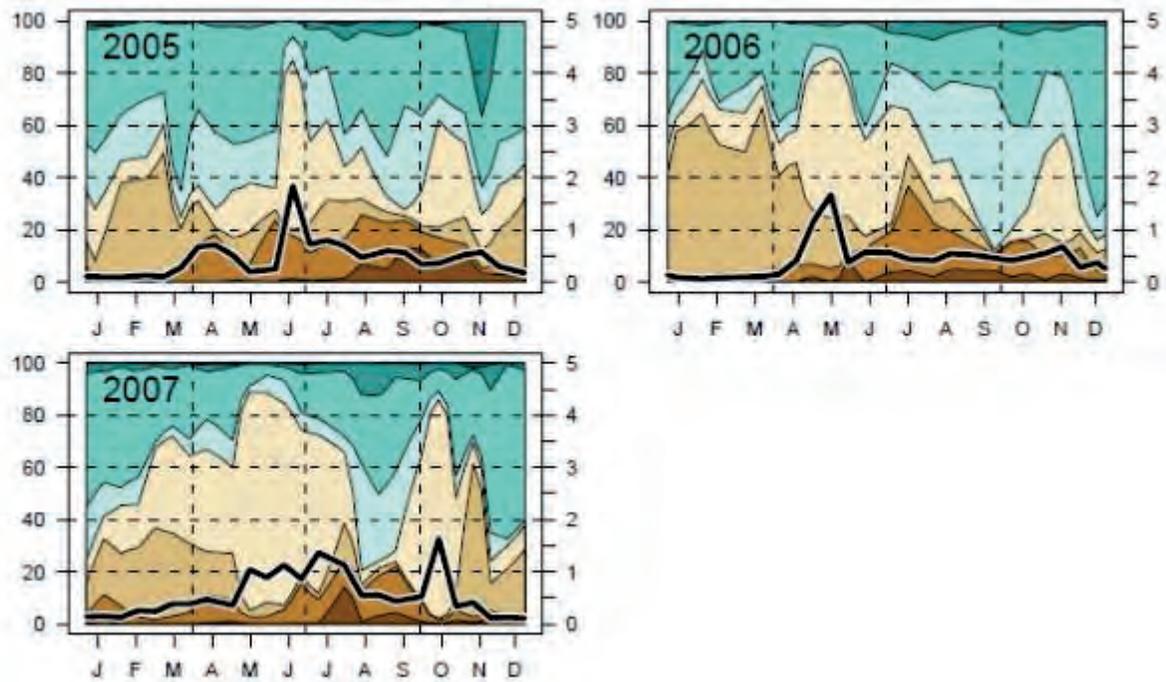


Abb. 3.4.1e: Saisonalität der Phytoplankton-Gesamtbiomasse 2005-2007 (schwarze Linie) und relativer Biomasseanteil der acht wichtigsten Algengruppen in der Reihenfolge Cyanophyta (braun), Chrysophyta, zentrale Diatomeen, pennate Diatomeen, Dinophyta, Cryptophyta, Chlorophyta, Conjugales (dunkelgrün).

Abbildungen 3.4.1 a-e: Saisonalität und Verlauf der Phytoplankton-Gesamtbiomasse [mg/L] eines jeden einzelnen Jahres im Untersuchungszeitraum von 1965 – 2007 (Ordinaten-Achse rechts, schwarze Linie). Zusammensetzung der Phytoplanktongemeinschaft als relativer Biomasseanteil [%] der acht wichtigsten Algengruppen (Ordinatenachse links, farbige Flächen, Legende siehe Abb. 3.3.2). Zwischen den einzelnen zweiwöchentlichen Probenahmen wurde linear interpoliert.

Ebenso zeigten die jährlichen Verläufe der relativen Algengruppenanteile an der Gesamtbio- masse (Abb. 3.4.1a-e, farbige Flächen) die für einen tiefen See erwarteten zyklischen Sukzes- sionsmuster. Die Winterbiomassen setzen sich in den einzelnen Jahren zu unterschiedlich hohen Anteilen hauptsächlich aus Cryptophyta, Diatomeen (zentrische und pennate Kieselal- gen) und auch Dinophyta zusammen. In den ersten Jahren besteht das Frühjahrsmaximum zu einem großen Teil aus Cryptophyta und wird erst später hauptsächlich von zentrischen Dia- tomeen gebildet. Die pennaten Diatomeen haben dagegen ihren saisonalen Schwerpunkt im Sommerhalbjahr und treten insbesondere während der eutrophen Jahre gegenüber Cyanophyta und Chlorophyta *s.l.* zurück. Die beiden Chlorophyta-Taxa zeigen insbesondere ab 1990 den schon bei den Jahresbiomassen beobachteten Rückgang. Während Conjugales überhaupt nur im Sommerhalbjahr nennenswerte relative Biomasseanteile erlangten, die in den oligotrophen Jahren fast vollständig wegbrachen, vollzog sich der Rückgang der Chlorophyta über die gan- ze Saison und belief sich auf einen Wechsel von bis zu 50% z. B. während der Klarwasser- phase in einigen meso-eutrophen Jahren hin zu weniger als 10% in der jüngsten Zeit. Ähnlich den Conjugales erreichen auch die Blaualgen während hoher Trophie ihre höchsten Anteile in der zweiten Jahreshälfte und müssen in der zweiten Hälfte der Zeitreihe etwa 50%ige Verluste hinnehmen. Dagegen konnten sich die Chrysophyten-Anteile über die gesamte Vegetationspe- riode (Frühjahr bis Herbst) kontinuierlich vergrößern, während der Dinoflagellatenanteil rela- tiv konstant blieb.

3.4.2 Dynamik der mittleren Saisonalität über 4 charakteristische Zeitabschnitte

Die vor allem durch die meteorologische Stochastik hervorgerufenen Unterschiede zwischen einzelnen direkt aufeinander folgenden Jahren lassen sich durch eine Mittelung über einzelne Perioden (hier vier Zeiträume à 11 Jahre) am geeignetsten zusammenfassen, so dass die verbleibenden Unterschiede bei der Saisonalität zwischen diesen Perioden langfristigen Trends wie der Trophieänderung oder der Klimaentwicklung zugeschrieben werden können. Die Gruppierung in vier aufeinanderfolgende Perioden à 11 Jahren entspricht dabei einer Einteilung des Trophiegrads in eine meso-eutrophe (TP_{MIX} zwischen 20 – 70 $\mu\text{g/L}$), eine eutrophe ($TP_{MIX} > 70 \mu\text{g/L}$), eine weitere meso-eutrophe (TP_{MIX} zwischen 70 – 20 $\mu\text{g/L}$) und eine oligotrophe ($TP_{MIX} < 20 \mu\text{g/L}$) Phase.

In der ersten Periode (Abb. 3.4.3, grau) liegt die Höhe der beiden Hauptblüten im Frühjahr und Sommer etwa gleichauf, und die Biomasse während der Klarwasserphase sinkt im Mittel auf etwa 1 mg/L Algen-Frischgewicht (Abb. 3.4.3). In der zweiten Phase (rot) tritt die erhöhte Bedeutung der Frühjahrsbiomasse klar hervor. In der dritten Periode (grün) entspricht das Verteilungsmuster in etwa dem ersten Zeitraum, allerdings sinkt die mittlere Biomasse während des Klarwasserstadiums jetzt im Gegensatz zum ersten mesotrophen Zeitraum bereits auf 0,5 mg/L Frischgewicht. Während der letzten 11 Jahre der Zeitreihe (blau) stellt sich die Verteilung über die Vegetationsperiode wesentlich uniformer dar, die Biomassen erreichen selten Werte über 1 mg/L und zwischen den beiden nur noch durch leichte Biomasseerhöhung ange deuteten Blüteereignissen tritt kaum noch eine Klarwasserdepression ein. Mit diesen jüngsten saisonalen Biomassenverläufen zeigt das Bodenseephytoplankton mittlerweile somit eindeutig einen Jahresverlauf, wie er für oligotrophe Seen beschrieben ist. Im Gegensatz zu den intraannuellen Biomassedifferenzen, die zwischen Winterwerten und Frühjahrsblüte bis zum Tausendfachen betragen, lagen die Unterschiede vergleichbarer phänologischer Zeitpunkte zwischen den Perioden mit den größten trophischen Unterschieden etwa bei dem vier- bis fünffachen.

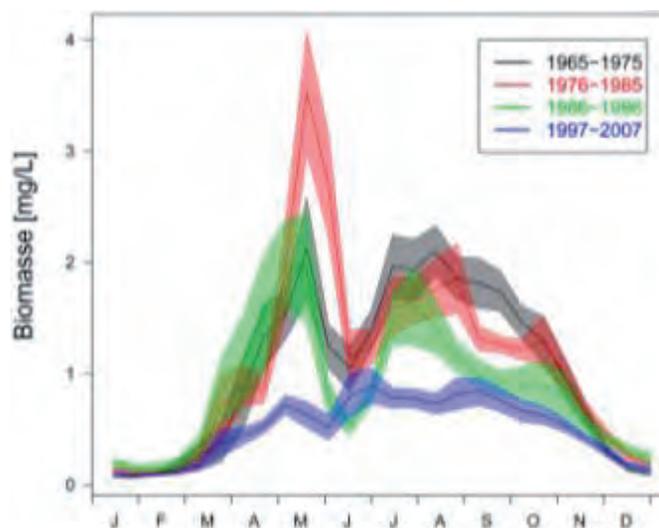


Abbildung 3.4.2: Gemittelte saisonale Dynamik der Gesamtphytoplanktonbiomasse (± 1 Standardfehler) in den vier Perioden 1965 – 1975, (schwarz, mesotroph TP_{MIX} zwischen $20\mu\text{g/L}$ und $70 \mu\text{g/L}$), 1976 – 1985 (rot, eutroph $TP_{MIX} > 70 \mu\text{g/L}$), 1986 – 1996 (grün, mesotroph TP_{MIX} zwischen $20\mu\text{g/L}$ und $70 \mu\text{g/L}$) und 1997 – 2007 (blau, oligotroph $TP_{MIX} < 20\mu\text{g/L}$).

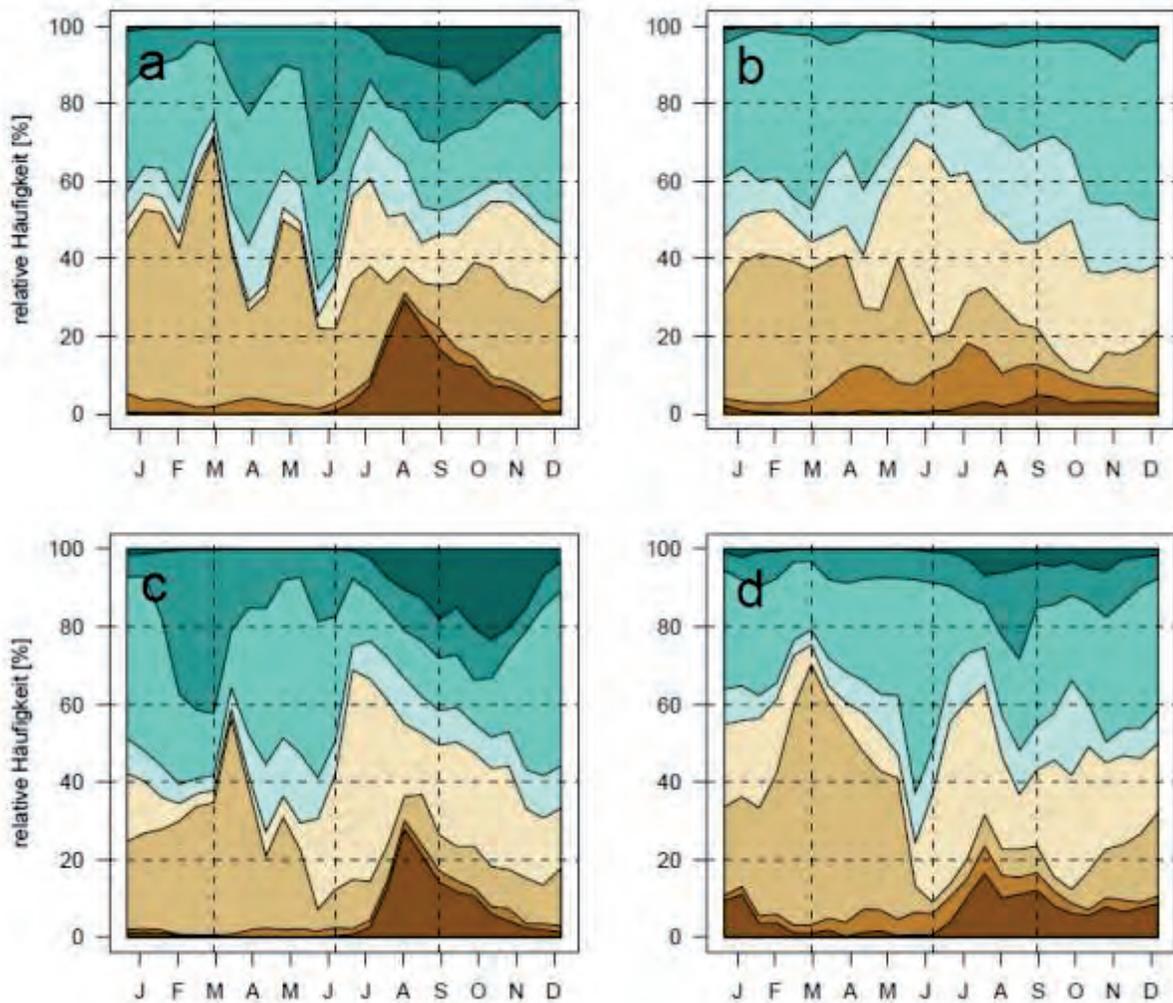


Abbildung 3.4.3: Gemittelte saisonale Dynamik der relativen Anteile der acht Algengruppen in den vier Perioden **a)** 1965 – 1975, **b)** 1976 – 1985, **c)** 1986 – 1996, **d)** 1997 – 2007. Dargestellt sind die Algengruppen in der Reihenfolge Cyanophyta (braun), Chrysophyta, zentrale Diatomeen, pennate Diatomeen, Dinophyta, Cryptophyta, Chlorophyta, Conjugales (dunkelgrün).

Ebenso zeigen die vier, nach denselben Zeiträumen und trophischen Zustandsphasen gruppierten, relativen Algenzusammensetzungen deutlich die langfristigen Veränderungen der saisonalen Phytoplanktonsukszession ohne die durch stochastische meteorologische Ereignisse und andere nicht-periodische Ereignisse verursachten Abweichungen in einzelnen Jahren: Die Bedeutung der Cyanophyta ist während eu- und mesotropher Jahre am höchsten und nimmt zur oligotrophen Periode hin stark ab, wie auch die relativen Anteile der Chlorophyta und Conjugales. Dagegen nahmen die Anteile der Chrysophyten sowie der Dinophyten an der Gesamtbiomasse in den oligotrophen Jahren zu. Auch die sukzessiven Verschiebungen zwischen zentrischen und pennaten Diatomeen lassen sich gut erkennen.

3.4.3 Beziehung zwischen saisonaler Biomasse und Umweltvariablen

Die dargestellten Veränderungen im saisonalen Verlauf der Gesamtbiomasse bzw. der Ähnlichkeit in der taxonomischen Zusammensetzung resultieren in der Summe aus den komplexen saisonalen Reaktionen der individuellen Taxa. Um die Zusammenhänge der langfristigen

Veränderungen in den saisonalen Biomasseverteilungen der Gesamtbiomasse und der wichtigsten Algengruppen mit klimatischen und nährstoff-bedingten Faktoren zu analysieren, wurde eine Korrelationsanalyse unter Einbeziehung der Proxyvariablen TP_{MIX} und mittleren Wassertemperatur im März (WT3) durchgeführt. TP_{MIX} zeigt als Proxy für den Trophiegrad eine sehr hohe Korrelation mit der Menge des verfügbaren Orthophosphats. WT3 diene als Proxy für den Einfluss der Klimavariabilität auf den Beginn der Stratifizierung und der Frühjahrsblüte. Um bei der Korrelation der Biomassen mit einem der beiden Faktoren die Einflüsse des jeweils anderen Faktors konstant zu halten, wurden jeweils partielle Korrelationen berechnet, d.h. der jeweils andere Faktor wurde als partieller Faktor in den Korrelationsanalysen berücksichtigt.

Die Abbildungen der Korrelationsanalyse zeigen für die Gesamtbiomasse (3.4.4) und die acht Algengruppen (3.3.5a-h) die partiellen Pearson-Regressionskoeffizienten zwischen den 26 (zweiwöchentlichen) saisonalen Biomassewerten und dem Phosphor-Wintermixiswert, basierend auf der gesamten, 43 Jahre umfassenden Zeitreihe. Analog dazu zeigen die Abbildungen 3.4.4b bzw. 3.3.6a-h die Auswertungen für den Zusammenhang mit der mittleren Wassertemperatur im März (WT3).

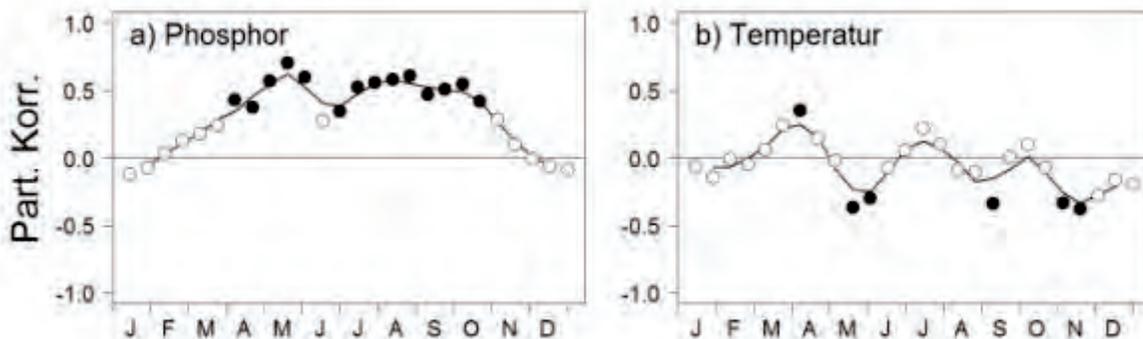


Abbildung 3.4.4: a) Partielle Pearson Korrelationskoeffizienten der Beziehung zwischen der logarithmisch transformierten Biomasse einer jeden zweiwöchentlichen Untersuchungsperiode und TP_{MIX} (ebenfalls logarithmisch transformiert), b) Partielle Pearson Korrelationskoeffizienten der Beziehung zwischen der logarithmisch transformierten Biomasse einer jeden zweiwöchentlichen Untersuchungsperiode und der Wassertemperatur im März. Dargestellt sind jeweils die Einzelwerte sowie gleitende Mittelwerte dritter Ordnung der partiellen Korrelationskoeffizienten. Signifikante Korrelationskoeffizienten ($p < 0,05$) sind als ausgefüllte Punkte markiert.

Die partiellen Korrelationen des Gesamtphytoplanktons mit TP_{MIX} (Abb. 3.4.4a) spiegeln die Unterschiede in der Saisonalität zwischen den Trophiephasen (Abb.3.4.3) wieder: Signifikante Korrelationen werden gefunden während des Frühjahrs und des Sommers, wogegen von November bis März sowie im Juni, während der Klarwasserphase, kein signifikanter Einfluss von TP_{MIX} vorhanden ist. Die partiellen Korrelationen mit WT3 (Abb. 4.3.4b) schwanken sehr regelmäßig zwischen positiven und negativen Werten. Dies lässt sich am besten mit zeitlichen Verschiebungen des Starts der Frühjahrsblüte bedingt durch Verschiebungen im Start der Stratifizierung erklären: Früherer Schichtungsbeginn assoziiert mit höheren Wassertemperaturen im März führt zu früherem Auftreten des Phytoplanktonmaximums im April (signifikante

positive Korrelationen), zu einem früherem Auftreten der Klarwasserphase im Juni (signifikante negative Korrelationen) und so weiter.

Die Reaktionen der einzelnen Algengruppen sind individuell und zeigen komplexe saisonale Muster (Abb. 3.4.5). Während die Biomassen von Chlorophyten mit der Re-Oligotrophierung über die gesamte Vegetationsphase signifikant abnahmen (signifikante positive Korrelationen während des gesamten Jahres) (Abb. 3.4.6), sind die Biomassen der Conjugatophyceen und Cyanophyten als Reaktion auf sinkende Phosphorkonzentrationen nur in der zweiten Jahreshälfte signifikant mit TP_{MIX} korreliert. Die Korrelationskoeffizienten zwischen TP_{MIX} und den zentralen Diatomeen bzw. den Dinophyten zeigten jeweils komplexe saisonale Muster, die bei den Centrales mit einer Verringerung der Jahresbiomasse einhergingen, bei den Dinophyten jedoch eher einer jahreszeitlichen Umverteilung bei annähernd gleicher Jahresbiomasse entsprachen. Mit Ausnahme von signifikanten negativen Korrelationen zu Beginn des Jahres waren die pennaten Diatomeen nicht signifikant mit TP_{MIX} korreliert, was in Anbetracht des zuvor bereits identifizierten Biomasse-Optimums bei mesotrophen Bedingungen auch plausibel erscheint. Die Biomassezunahme bei den Chrysophyten mit der Re-Oligotrophierung (Abb. 3.4.5) dagegen zeigt sich im saisonalen Verlauf der Korrelationskoeffizienten anhand von signifikant negativen Korrelationen während des Hochsommers (Abb. 3.4.6).

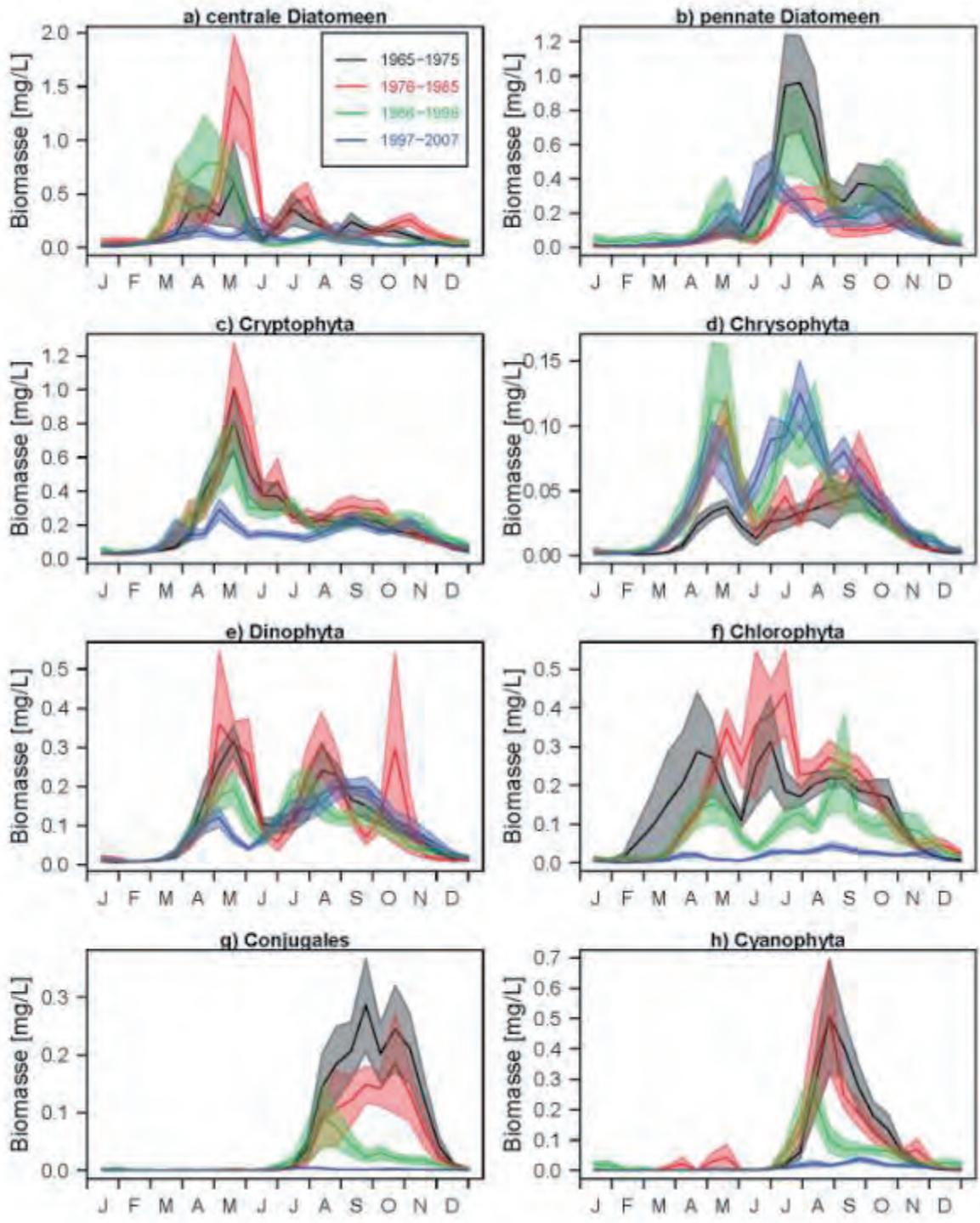


Abbildung 3.4.5: Gemittelte saisonale Dynamik der Biomassen der einzelnen taxonomischen Gruppen (± 1 Standardfehler) in den vier Perioden 1965 – 1975 (schwarz, mesotroph TP_{MIX} zwischen $20\mu\text{g/L}$ und $70\mu\text{g/L}$), 1976 – 1985 (rot, eutroph $TP_{MIX} > 70\mu\text{g/L}$), 1986 – 1996 (grün, mesotroph TP_{MIX} zwischen $20\mu\text{g/L}$ und $70\mu\text{g/L}$) und 1997 – 2007 (blau, oligotroph $TP_{MIX} < 20\mu\text{g/L}$).

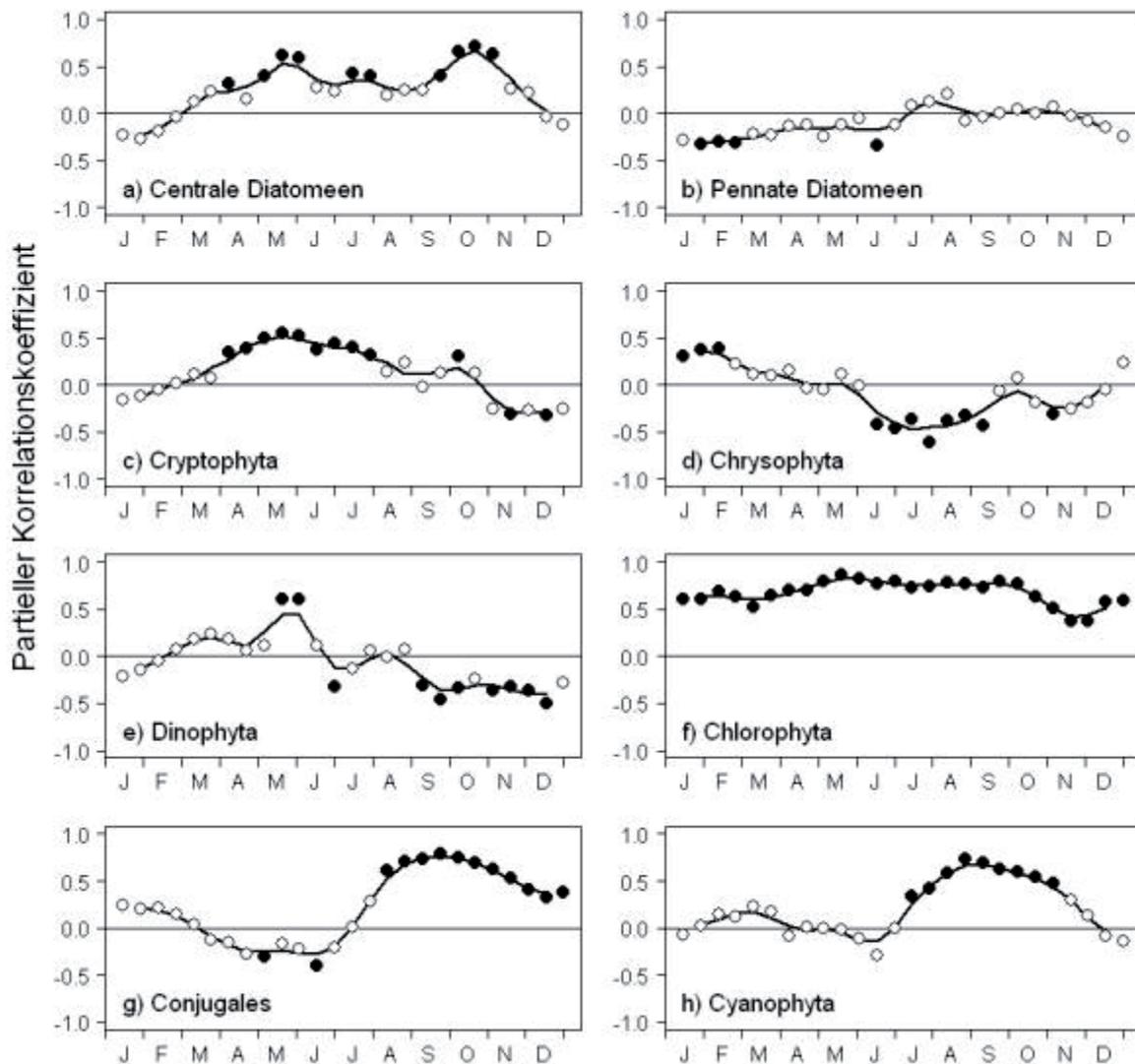


Abbildung 3.4.6 Partielle Pearson Korrelationskoeffizienten der Beziehung zwischen der logarithmisch transformierten Biomasse der einzelnen Algentaxa einer jeden zweiwöchentlichen Untersuchungsperiode und TP_{MIX} (ebenfalls logarithmisch transformiert). Dargestellt sind jeweils die Einzelwerte sowie gleitende Mittelwerte dritter Ordnung der partiellen Korrelationskoeffizienten. Signifikante Korrelationskoeffizienten ($p < 0,05$) sind als ausgefüllte Punkte markiert.

Im saisonalen Verlauf der partiellen Korrelationskoeffizienten der Biomassen der verschiedenen Taxa mit den Wassertemperaturen im März fallen vor allem zwei Perioden auf, in welchen relativ viele Taxa signifikante Korrelationen aufzeigen (Abb. 3.4.7). Signifikant positive Korrelationskoeffizienten finden sich während des Frühjahrs bei den Cryptophyta, Chrysophyta, Dinophyta und Chlorophyta. Negative signifikante Korrelation im Mai/Juni dagegen bei den pennaten Diatomeen, Dinophyta, Chlorophyta. Die regelmäßigen Schwankungen zwischen positiven und negativen Korrelationen, die bei der Gesamtbiomasse ersichtlich waren (Abb. 3.4.4b), sind bei den einzelnen Gruppen weniger deutlich vorhanden.

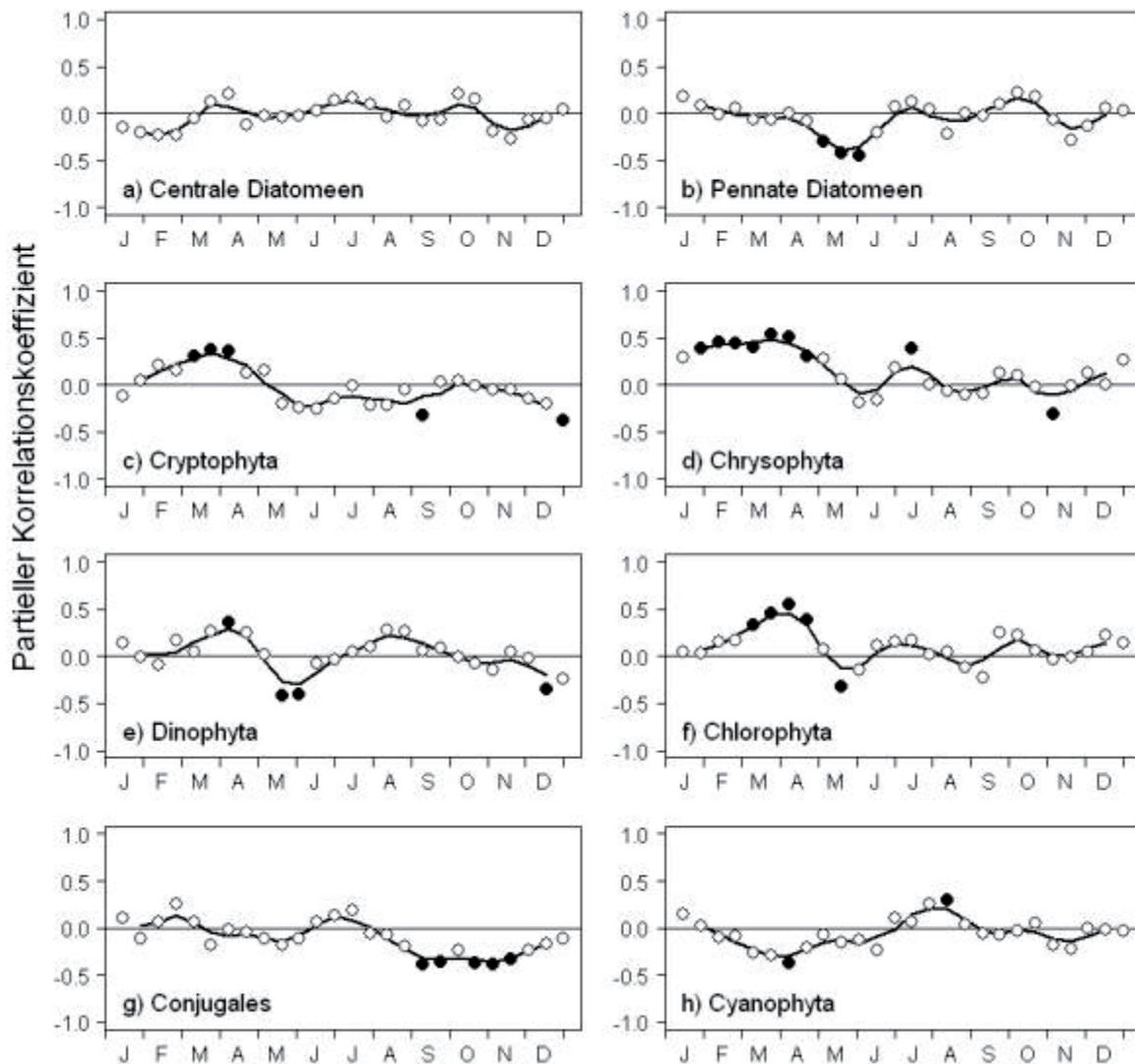


Abbildung 3.4.7 Partielle Pearson Korrelationskoeffizienten der Beziehung zwischen der logarithmisch transformierten Biomasse der einzelnen Algentaxa einer jeden zweiwöchentlichen Untersuchungsperiode und der Wassertemperatur im März. Dargestellt sind jeweils die Einzelwerte sowie gleitende Mittelwerte dritter Ordnung der partiellen Korrelationskoeffizienten. Signifikante Korrelationskoeffizienten ($p < 0,05$) sind als ausgefüllte Punkte markiert

Diese in der Mehrheit beobachteten abnehmenden Biomassen und die Veränderungen ihrer Verteilung gehen einher mit einer Verringerung des Variationskoeffizienten der Gesamtbio- masse innerhalb eines jeden Jahres (Abb. 3.4.8a). Dies führt zu einem signifikanten Unter- schied in der intraannuellen Variabilität der Phytoplanktonbiomasse zwischen der Hochbio- massephase (HBP) und der Niedrigbiomassephase (LBP) (Abb. 3.4.8b), und einer signifikanten Korrelation zwischen Variabilitätskoeffizient und TP_{MIX} (Abb 3.4.8c). Saisonal betrachtet ergibt sich jedoch ein differenzierteres Bild mit Abnahmen der Biomassevariabilität z.B. im April und Juli (Zeitpunkte von Frühjahrs- und Sommerblüte), aber auch mit Zunahmen der Variabilität im März und Juni (Abb. 3.4.8d). Letztere stehen möglicherweise in Zusammen- hang mit einem stärkeren Einfluss klimatischer Variabilität in den oligotrophen Jahren (März), bzw. einer weniger ausgeprägten oder interannuell variableren Klarwasserphase in den oligotropheren Jahren (Juni).

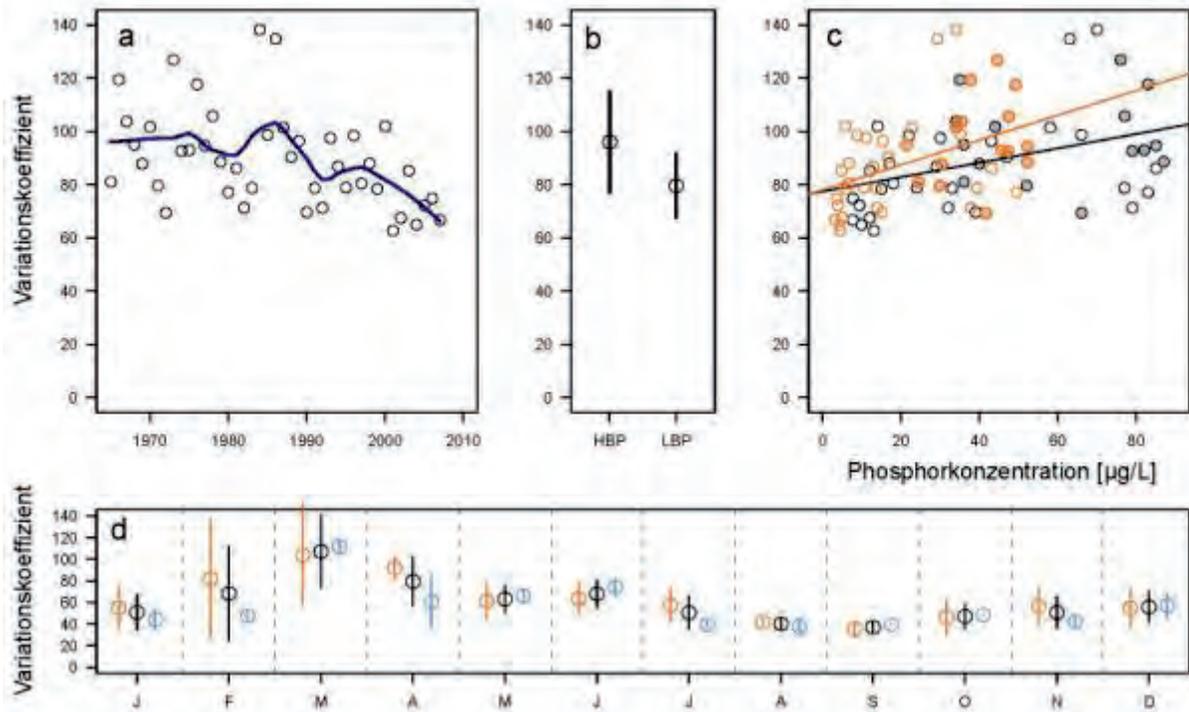


Abbildung 3.4.8: Entwicklung der Variationskoeffizienten der Gesamtbiomasse als Maß für die saisonale Variabilität. **a)** Variationskoeffizienten im Jahresmittel **b)** gemittelte Variationskoeffizienten im Vergleich zwischen der Hochbiomassephase (HBP) und der Niedrigbiomassephase (LBP) **c)** Zusammenhang zwischen Variationskoeffizienten und dem trophischen Zustand des Sees, repräsentiert durch die jährliche TP_{MIX} -Konzentration (schwarze Symbole, $R^2 = 0,16$, $p < 0,01$) bzw. die SRP-Konzentration im Jahresmittel (rote Symbole, $R^2 = 0,18$, $p < 0,005$). Gefüllte Symbole stehen für Daten während steigender Phosphorkonzentration (bis 1979). **d)** saisonale Variabilität des Variationskoeffizienten im Gesamtmittel (schwarze Symbole), sowie während der HBP (rote Symbole) bzw. LBP (blaue Symbole).

3.4.4 Multivariate Analyse der Phytoplanktonzusammensetzung

Da diese individuellen Veränderungen der Saisonalität in ihrer Summe quantitativ schwierig zu erfassen sind, sollte die zeitliche Dynamik der Variabilität in der Phytoplankton-Zusammensetzung mit multivariaten Methoden untersucht werden. Dazu wurde, auf den zweiwöchentlichen Biomassen der acht taxonomischen Großgruppen basierend, eine Ähnlichkeitsmatrix der Gemeinschaftszusammensetzung einer jeden Probenahme mit jeder anderen Probenahme errechnet. Die Rohdaten dieser saisonalen Ähnlichkeiten in der Algenzusammensetzung (Abb. 3.4.9a) ergaben keine derart klare Ordination nach Trophiegrad wie die im Kapitel zuvor schon beschriebene, auf den Jahresmittelwerten basierende Ordination (Abb. 3.3.4a). Die Mittelung der Gemeinschafts-Ordinationswerte über die saisonale Zeitachse (jeweils bis zu 26 zweiwöchentliche Probenahmen in einem Jahr) (Abb. 3.4.9b) ergibt jedoch einen deutlich zyklischen, der Saisonalität entsprechenden Verlauf (Trajektorie) und zeigt, dass sich die Algengemeinschaften während der einzelnen Jahreszeiten signifikant in ihrer Zusammensetzung (Ähnlichkeit) voneinander unterscheiden. Aus dem direkten Vergleich mit der Mittelung der saisonalen Ähnlichkeiten über die 43 Untersuchungsjahre geht hervor (Abb. 3.4.9c), dass die saisonale Differenzierung die Phytoplanktonlebensgemeinschaft deutlich stärker prägt als die durch die Trophieveränderungen verursachten Biomasseunterschiede. Die saisonalen Mittelwerte erstrecken sich auf der Abszisse über einen Bereich von -1,25 bis 0,75, während die Jahresmittelwerte nur zwischen -0,5 und 0,6 variieren. Die saisonalen Trajektorien unterschieden sich stark zwischen den hocheutrophen (1976-1985) und oligotrophen (1996-2007) Jahren (3.4.10b), aber auch zwischen den beiden eher mesotrophen Zeitperioden (1965-1965-1975 und 1996-2007) sind unterschiedliche Trajektorien zu erkennen (Abb. 3.4.10c). Bei letzterem Unterschied muss allerdings bedacht werden, dass in der zweiten mesotrophen Phase die Phosphorkonzentrationen im Schnitt niedriger waren als während der Ersten. Mit Ausnahme der ersten 4 Probenahmen des Jahres (Januar-Februar) unterschieden sich die Trajektorien zwischen den eutrophsten und oligotrophsten Jahren beträchtlich, wobei während des Sommers sich die Unterschiede vor allem auf der 1. NMDS Achse abbilden, wogegen die Unterschiede im Frühjahr und Herbst eher aufgrund der 2. NMDS Achse zustande kommen (Abb. 3.4.10b). Die Trajektorien beider mesotrophen Phasen (Abb. 3.4.10c) ordnen sich zwischen die Trajektorien der eutrophen und oligotrophen Phase ein, wobei die Trajektorie der zweiten mesotrophen Phase (1986-1996) mehr Ähnlichkeit mit der Trajektorie der oligotrophen Phase aufweist.

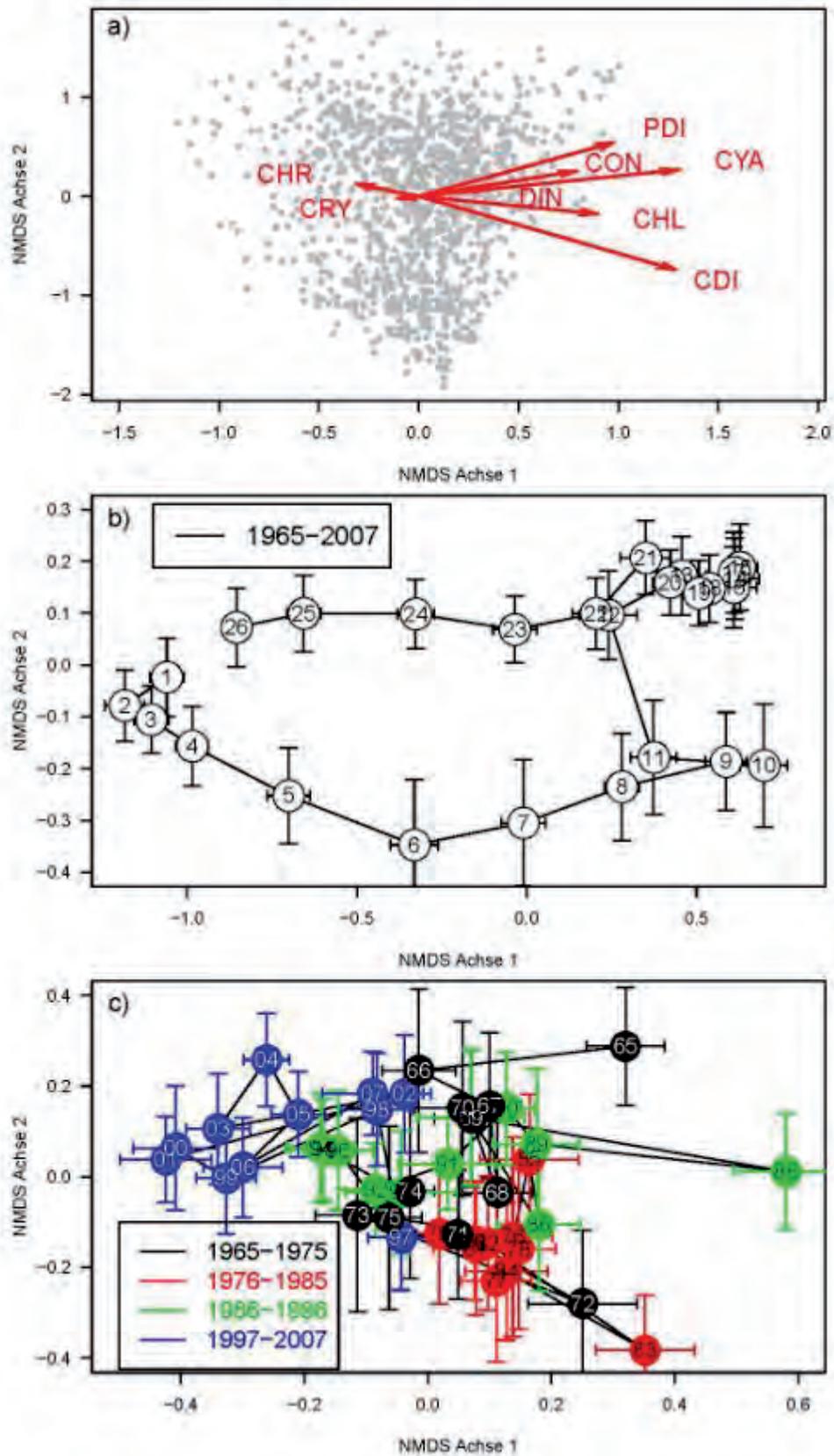


Abbildung 3.4.9: NMDS-Ordination der saisonalen Zeitreihe des Bodensee-Phytoplanktons zwischen 1965 und 2007, basierend auf der Ähnlichkeit der Algengemeinschaftszusammensetzung von Probenahme zu Probenahme. **a)** NMDS-Ordination der Phytoplanktonzönose an den einzelnen Probenahmetagen **b)** Einzelwerte der NMDS-Ordination, gemittelt über die 14-tägigen Probenahmen (von 1 (Anfang Januar) bis 26 (Ende Dezember)). **c)** Einzelwerte der NMDS-Ordination, gemittelt über die einzelnen Probenahmejahre.

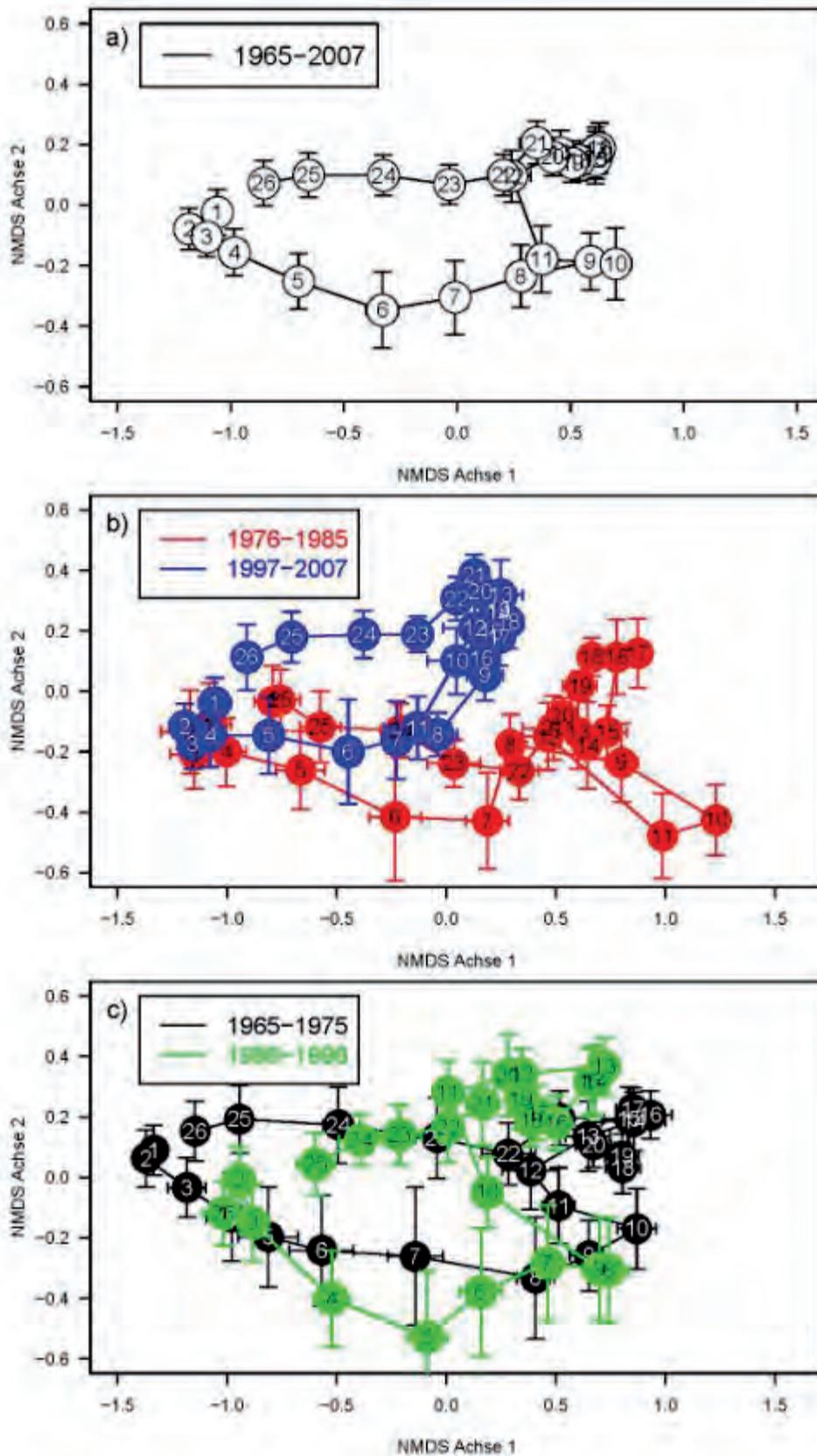


Abbildung 3.4.10: Mittlerer saisonaler Verlauf (von 1 (Anfang Januar) bis 26 (Ende Dezember) der Phytoplanktonzönose anhand der NMDS-Ordination in verschiedenen Zeitperioden: **a)** Gesamter Untersuchungszeitraum (1965-2006, **b)** Untersuchungsjahre mit den höchsten (1976-1985), bzw. niedrigsten (1996-2007) TP_{MIX}-Werten, **c)** Untersuchungsjahre mit mittleren (1965-1975 und 1986-1996) TP_{MIX}-Werten.

3.4.5 Verlust der typischen Saisonalität mit Re-Oligotrophierung sowie Verschiebungen in der bisher als typisch erachteten Sukzession

Die vorangegangenen Analysen zeigten, dass sich das Ausmaß der saisonalen Biomasseunterschiede mit der Re-Oligotrophierung des Bodensees verringert hat. Das bisher als typisch für dieses lange Zeit meso-(eu)trophe Gewässer erachtete Biomasseverteilungsmodell, auf dem auch die Überlegungen zum Modell für Planktonsuccession (in tiefen Seen) der *Phytoplankton Ecology Group* beruhen (PEG Modell, Sommer et al. 1986), zeichnet sich in der jüngsten Zeit nur noch teilweise ab. Der saisonale Verlauf der Sukzession ist zwar generell weiterhin durch die qualitativen Muster derselben, sich in ihrer Dominanz abwechselnden Algengruppen geprägt, allerdings verteilt sich die Algenbiomasse in nährstoffarmen Seen gleichmäßiger im Jahresverlauf. Diese Veränderungen liegen hauptsächlich in einer Abnahme der Biomassen, wobei algengruppenspezifische Veränderungsdynamiken gefunden wurden.

Im Vergleich zu den eutrophen Jahren beginnt der Zyklus in den oligotrophen Jahren zwar weiterhin mit hohen Biomassen von zentralen Diatomeen im Frühjahr. Bezogen auf den biomassegewichteten Schwerpunkt in der Vegetationsperiode haben sich aber insbesondere die saisonalen Vorkommen von Cryptophyten ($p < 0,001$), Dinophyten ($p < 0,005$) und Grünalgen ($p < 0,05$) auf einen späteren Zeitpunkt im Jahr verschoben, während der Schwerpunkt der Conjugatophyceen ($p < 0,005$) sich signifikant nach vorne verlegt hat. Dies ist als Folge der massiven Biomasseabnahme der betroffenen Joch- und Schmuckalgen-Arten im Spätsommer zu bewerten. Im Gegensatz dazu blieb der saisonale Biomassenschwerpunkt bei den Cyanophyceen (n.s.) trotz einer ähnlich starken Biomassereduktion im gleichen Zeitraum relativ unverändert.

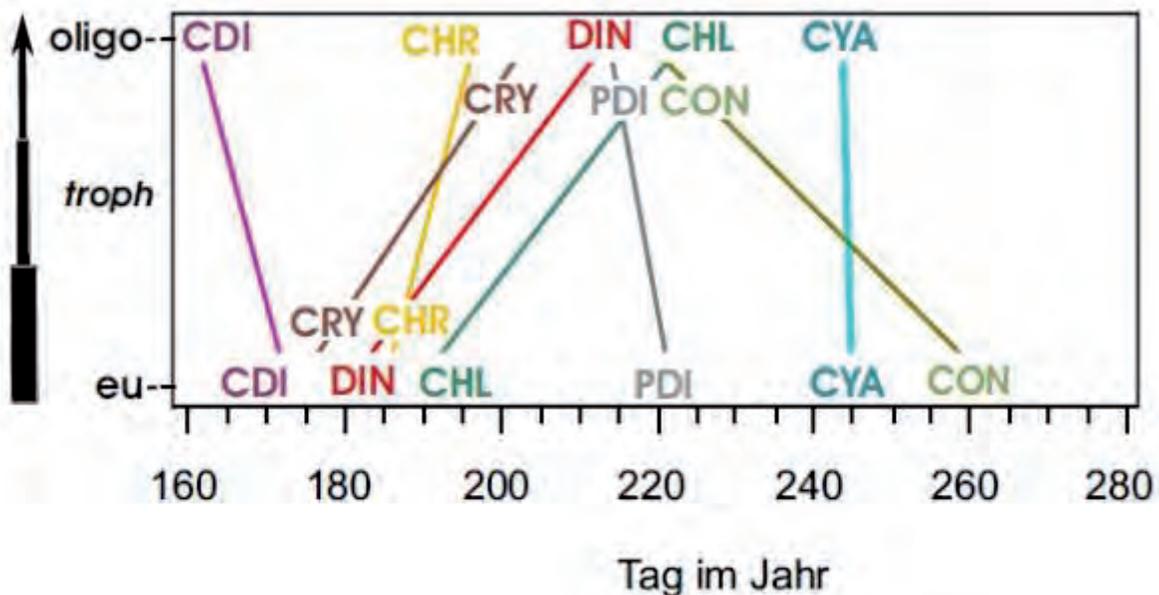


Abbildung 3.4.11: Zusammenfassung der phenologischen Veränderungen in der Sukzession der Bodensee-Phytoplanktongemeinschaft im Zuge der Oligotrophierung, basierend auf den biomassegewichteten saisonalen Schwerpunkten der wichtigsten Algengruppen im Vergleich der eutrophen und der oligotrophen Periode. Abkürzungen: CYA Cyanophyta, CHR Chrysophyta, CDI zentrische Diatomeen, PDI pennate Diatomeen, DIN Dinophyta, CRY Cryptophyta, CHL Chlorophyta, CON Conjugales.

4 Diskussion

Abiotische Rahmenbedingungen für die Phytoplanktonentwicklung

Vergleichbar der Situation anderer ähnlicher Seen nahm das Ökosystem des Bodensees vor einigen Jahrzehnten eine Entwicklung, die hauptsächlich geprägt war von einer zunehmenden Überdüngung und steigenden Algenbiomassen. Im Gegensatz jedoch zu anderen Seen war die Restaurierung des Bodensees zurück zu einem oligotrophen Zustand innerhalb einer relativ kurzen Zeitspanne erfolgreich. Während z. B. der Zürichsee (Bossard et al. 2001), der Genfer See (Tadonléke 2010, Anneville & Pelletier 2000, Anneville et al. 2005) und einige der oberitalienischen Voralpenseen (Salmaso et al. 2007, Salmaso 2010) trotz ebenfalls teilweise bereits jahrzehntelangen Sanierungsbemühungen immer noch einen mindestens mesotrophen Zustand ($\sim 20\mu\text{g/L}$) aufweisen, führte die Re-Oligotrophierung des Bodensees im Zeitraum von knapp 30 Jahren zur Wiederherstellung eines nährstoffarmen Gewässerzustands, gemessen an den Variablen *Phosphorkonzentration* und *Algenbiomasse*. Lediglich der Indikator *Stickstoffkonzentration* konnte bisher, hauptsächlich durch weiterhin starke Düngemittelverwendung in der Landwirtschaft, nicht erfolgreich restauriert werden. Für die Phytoplanktongemeinschaft verschob sich der begrenzende Faktor der Primärproduktion von einer multifaktoriellen Limitierung hin zu einer heutzutage über fast die gesamte Vegetationsperiode anhaltenden Phosphorlimitierung durch die geringe Verfügbarkeit und schnelle biologische Umsetzung von freiem Orthophosphat im Freiwasser des Sees (Jochimsen et al. 2013). Weil während der Hochbiomassephase viel verfügbarer Phosphor eine hohe Algenproduktion unterhalten konnte, spielten wahrscheinlich andere Faktoren, die das Wachstum der Algen limitierten, wie z.B. Licht- Silikat- und CO_2 -Verfügbarkeit sowie Herbivorie eine bedeutendere Rolle. Die Reaktion der Algengemeinschaft auf die Reduktion der Phosphatkonzentrationen bestand in einem Rückgang der Gesamtbiomasse um etwa 50%, woran die Biomassen der meisten Algengruppen beteiligt waren.

Auch der Einfluss klimatischer Veränderungen im Zuge der globalen Klimaerwärmung wirkt sich zunehmend auf den Bodensee aus und verläuft in zeitlicher Synchronität mit den Veränderungen bei anderen europäischen Seen (Anneville et al. 2005, Dokulil et al. 2006). Die langfristige Veränderung der Wassertemperatur beruhte auf einem recht abrupten Regimeshift, d.h. einem sprunghaft höheren Temperaturniveau ab 1988, das nicht nur an der Wasseroberfläche festgestellt werden kann, sondern alle Tiefenstufen bis hinunter zum Seegrund betrifft. Derartige Formen einer klimatischen Veränderung sind aus dem gleichen Zeitraum auch von anderen aquatischen Systemen bekannt (Nordsee: Wiltshire et al. 2008, Nord- und Ostsee: Alheit et al. 2005, Mittelmeer: Conversi et al. 2010, Grundwasserleiter in der Schweiz: Figura et al. 2011). Diese Synchronität wird zwar über den Einfluss des großräumigen Nordatlantischen Drucksystems der NAO vermittelt, welches Auswirkungen auf Luft- und Wassertemperaturen bis nach Zentraleuropa hinein zeigt (Alheit et al. 2005, Straile et al. 2003, Dokulil et al. 2006), dennoch konnte bei den hier verwendeten Datensätzen kein unmittelbarer Einfluss der NAO auf Jahresmitteltemperatur oder Wassersäulenstabilität gezeigt werden. Höhere Wassertemperaturen im März zum Zeitpunkt des Einsetzens der Stratifizierung stehen aber in einem Zusammenhang mit positivem Winter-NAO Index. Straile et al. (2010) zeigten in einer Simulation potentieller Klimaszenarien, basierend auf

Realdaten des extrem warmen Winters 2006/07, dass eine Erhöhung der Wassertemperaturen als Extremereignis in einem einzelnen Jahr durchaus Beeinträchtigungen des Mischungsregimes des Sees mit Auswirkungen auf den Nährstoffrücktransport aus tieferen Wasserschichten erwarten lässt. Allerdings zeigte die Untersuchung auch, dass sich langfristig in einer generell wärmer werdenden Umwelt trotz der Wassertemperaturerhöhung über die Dauer eines Anpassungszeitraums hinaus kein neues Mischungsregime einstellen sollte.

Trotz des hier berichteten, statistisch signifikanten Regimeshifts bei den Wassertemperaturen ergibt sich bei phänologisch relevanten Variablen, wie dem Tag des Einsetzens der Stratifizierung oder der Länge der Vegetationsperiode, bei Verwendung des vorliegenden Datensatzes noch kein eindeutiger Trend (Analyse dazu daher hier nicht gezeigt), da der stochastische Einfluss der meteorologischen Faktoren auf die interannuelle Variabilität noch überwiegt und eine etwaige bisher eingetretene Veränderung möglicherweise noch innerhalb des 14-tägigen Beprobungsfensters liegt. Die Fortführung dieses Monitoringprogramms bzw. neue Datenreihen mit engeren Beprobungsabständen oder gar einer Sonden-Echtzeitmessung könnten hier neue Erkenntnisse liefern, sobald sie eine entsprechende Länge erreicht haben.

Diese Veränderungen der abiotischen Umweltbedingungen des Bodensees schufen die Rahmenbedingungen für die Entwicklung der hier untersuchten Algengemeinschaft, die sich im Zeitraum von über 40 Jahren in ihrer Diversität, Produktivität und Zusammensetzung mehrfach wandelte.

Diversität

Die Analyse des Artenreichtums und der Diversität des Bodensee-Phytoplanktons ergab eine Reihe methodenkritischer Erkenntnisse, die bei der ökologischen Interpretation von Diversitätsmustern derart langer Zeitreihen berücksichtigt werden sollten. Auch bei Zeitreihen, die eine lange zeitliche Konstanz bei Methoden und Mitarbeitern vorweisen wie die Phytoplanktonzeitreihe des Bodensees, bleiben insbesondere methodische Anpassungen nicht aus. So fielen abrupte Unterschiede in den erfassten Artenzahlen zeitlich zusammen mit Perioden verschiedener Beprobungstiefe, Zähler- und Mikroskopwechseln und unterschiedlichem Beprobungsaufwand.

Die höchsten Artenzahlen pro Probenahme wurden zu Beginn der Zeitreihe ermittelt, als die 0-50 m Wassersäule anhand mehrerer diskreter Schöpfproben separat beprobt und ausgezählt wurde. Diese höheren Artenzahlen sind somit mit großer Wahrscheinlichkeit das Resultat dieses höheren Zählaufwandes bzw. erhöhten Zählvolumens. Nachdem ab 1976 die Beprobungstiefe auf die obersten 20 m beschränkt und auf einen Summenschöpfer umgestellt wurde, wurden für die einzelnen Probenahmen niedrigere Artenzahlen festgestellt, jedoch nicht bei der Jahressumme. Aufgrund der tieferen Beprobung und der teilweise langsamen Sedimentationszeiten der Algen (weniger als 1m / Tag, Sommer 1983) besteht die Möglichkeit, dass auch nach einigen Wochen bereits aus der trophogenen Zone absedimentierte Arten einer vorausgegangenen Algenblüte gezählt wurden. Diese könnten ebenfalls zur Erhöhung der Artenzahl in den 0-50 m Proben beigetragen haben.

Bis Mitte der 1980er Jahre kam die Rate der Aufnahme neuer Taxa zur Artenliste zum Stillstand, stieg aber nach Einführung einer verbesserten mikroskopischen Ausrüstung 1984 im

Zuge eines Zählerwechsels erneut an und flachte erst nach rund 15 weiteren Jahren ab. Da hier das Arteninventar über eine längere Zeitspanne anwächst, sich die Nährstoffverhältnisse in diesem Zeitraum tatsächlich stark verändern und sich ein Anstieg der Artenzahlen während der Oligotrophierung mit der erwarteten Reaktion der Algengemeinschaft deckt, kann begründet angenommen werden, dass das Auftreten der neuen Arten in einem Zusammenhang mit den Veränderungen der ökologischen Bedingungen steht. Dennoch kann aber nicht vollständig ausgeschlossen werden, dass Lerneffekte bei der taxonomischen Kenntnis der auszählenden Planktologen auch eine Rolle für den Anstieg der Gesamtartenzahlen spielten. Aber auch die qualitative Auswertung des Datensatzes auf Artniveau legt nahe, dass ein kausaler Zusammenhang zwischen Artenzahlenanstieg und Oligotrophierung des Sees besteht: so erschienen einige Jahre nach dem Höhepunkt der Eutrophierung die ersten als oligotroph beschriebenen Taxa in den Proben. Beispielsweise wurden Vorkommen von *Cyclotella radiosa*, *C. bodanica*, *C. comensis* oder *Tabellaria fenestrata* vor dem Eutrophierungshöhepunkt nicht mehr im Rahmen des regelmäßigen Monitorings für den Bodensee erfasst und waren bisher nur aus historischen Probenahmen und Sedimentanalysen in Schichten bis in die 1950er Jahre bekannt, traten aber ab Ende der 1980er Jahre bereits wieder auf (siehe auch Kümmerlin 1998).

Die Beziehungen zwischen Artenreichtum und Umweltbedingungen können vielfältig sein und zwischen verschiedenen Systemen variieren (Magurran et al. 2010). Im direkten Vergleich zu oligotrophen Gewässern werden eutrophe Seen oft als artenärmer beschrieben (Jeppesen et al. 2000, Stomp et al. 2011), allerdings gibt es kaum Langzeitdaten, die die Diversitätsentwicklung eines einzelnen Sees während des Eutrophierungs- und/oder Re-Oligotrophierungsprozesses beschreiben, zudem beziehen sich die meisten Studien auf flache Seen (siehe aber Bürgi et al. 2003, Pomati et al. 2012). Bezüglich der Form eines solchen Zusammenhangs werden unterschiedliche Modellannahmen diskutiert, so wird ein stetiger Zusammenhang mit einem Diversitätsmaximum bei niedriger Trophie (Patalas & Patalas 1966 in: Jeppesen et al. 2000) einem unimodalen Zusammenhang mit einem Diversitätsmaximum im mittleren Trophiebereich gegenübergestellt (Stockner & Benson 1967 in: Jeppesen et al. 2000). Die Studie von Jeppesen et al. (2000) jedenfalls berichtet für flache Seen einen unimodalen Zusammenhang zwischen TP und Artenreichtum bzw. Diversität mit einem Maximum zwischen 100-200 µg/L. Bei der Restaurierung des als hypertroph (TP > 300 µg/L) beschriebenen Greifensees nahmen Artenreichtum und Diversität mit abnehmender Trophie zu, sanken aber in den zuletzt erfassten Jahren wieder, als die TP-Konzentration bei etwa 100 µg/L lag (Bürgi et al. 2003). Im Gegensatz dazu verlief die Artenzahlentwicklung im Bodensee über den Phosphorgradienten betrachtet linear: Artenzahlen und Diversitäts-Indizes nahmen mit der Re-Oligotrophierung zu. Allerdings besteht weiterhin die Möglichkeit, dass die methodischen Veränderungen, vor allem das Erkennen neuer Arten mit der verbesserten Mikroskopausstattung und zeitabhängige Lerneffekte des Zählpersonals, synchron zur Dauer der Re-Oligotrophierung abliefen. So konnte z.B. für die Entwicklung des Phytoplankton-Artenreichtums in Walensee und Zürichsee gezeigt werden, dass der vermeintliche Anstieg im Artenreichtum in den Langzeitdaten dieser Seen überwiegend durch methodische Veränderungen (verbesserte taxonomische Auflösung durch Lerneffekte und Änderungen in der Taxonomie) verursacht wurde (Straile et al. 2013).

Der saisonale Verlauf der Diversität zeigte Muster, die in Einklang mit ökologischen Überlegungen erwartet wurden. Mit Beginn des jährlichen Sukzessionszyklus steigen Artenzahl und Diversität in einem Ausmaße an, das der Verbesserung der Mischungsverhältnisse, Nährstoff- und Lichtbedingungen und somit der Schaffung neuer ökologischer Nischen entspricht (Lampert & Sommer 1999). Während der Frühjahrsblüte erhöht sich die interspezifische Konkurrenz und in ihrem Verlauf wird ein Diversitätsrückgang beobachtet. Nach dem durch das gröbenselektive Grazing induzierten Klarwasserstadium verschiebt sich die Dominanz von opportunistischen, schnellwachsenden und leicht fressbaren Taxa zu größeren, fraßresistenten Formen, die das Sommermaximum bilden (vergl. auch Sterner 1989), was mit einer erneuten Diversitätserhöhung einhergeht. Die saisonalen Verlaufsmuster der Diversität blieben während eutropher und oligotropher Periode annähernd gleich, unterschieden sich jedoch in ihrer absoluten Höhe. Es ist daher schwierig, die höheren saisonalen Artenzahlen dem trophischen Zustand, also einem Diversitätsanstieg mit Re-Oligotrophierung oder den bereits besprochenen methodischen Gründen zuzuordnen. Festzustellen ist allerdings, dass die höchsten Artenzahlen nicht nur im langfristigen Trend, sondern auch innerhalb eines Jahres zu einem Zeitpunkt auftraten, zu dem die Nährstoffkonzentrationen am niedrigsten waren.

Auch wenn die Zusammenhänge der Entwicklung von Artenzahlen und Diversität mit der Entwicklung des trophischen Zustands des Bodensees noch nicht vollständig verstanden sind, ist die Diversitätsanalyse dennoch eine hilfreiche Maßnahme zur Beurteilung der Datensatzkonsistenz. Wichtige Schlüsselereignisse können auch Jahrzehnte später noch nachgewiesen werden, z. B. Zählerwechsel, methodische Veränderungen oder Verbesserungen der optischen Ausrüstung (siehe hierzu auch Straile et al. 2013). Die Entwicklung des kumulierten Arteninventars zeigt, dass die Algengemeinschaft auf der Artenebene trotz der durchgeführten Datensatzkorrekturen aus zwei verschiedenen Artenlisten (vor/nach April 1984) besteht, die vom Zählerwechsel und von der Einführung eines neuen Mikroskops beeinflusst wurden.

Entwicklung der mittleren Jahres-Biomassen

Um einen Einfluss methodischer Artefakte auf der Artenebene weitestgehend auszuschließen, wurden die Analysen der Biomasse-Entwicklung auf einem stärker aggregierten Niveau durchgeführt, d.h. für das Gesamtphytoplankton und auf der Ebene der taxonomischen Großgruppen der Algen. Im Jahresmittel zeigte die Phytoplanktonbiomasse eine bemerkenswerte Stabilität über einen weiten Phosphorbereich von Beginn der Zeitreihe mit ca. 35 µg/L über den Höhepunkt der Eutrophierung hinaus für weitere zehn Jahre, bis 1990 wieder Konzentrationen von etwa 35 µg/L erreicht wurden. In diesem Zeitraum zeigte die Höhe der Gesamtbio- masse zwar eine deutliche interannuelle Variabilität, jedoch keine eindeutigen Trends mit zu- oder abnehmendem Trophiegrad. Diese Stabilität der Phytoplanktongesamtbio- masse auch nach dem Eutrophierungs-Hochpunkt hat bereits zum Ende der 1980er bzw. zum Anfang der 1990er Jahre Aufmerksamkeit in einigen Publikationen gefunden (Kümmerlin 1991, Tilzer et al. 1991, Stabel 1991, Gaedke & Schweizer 1993). Während Kümmerlin (1991) insbesondere trophiebedingte Verschiebungen bei den wichtigsten Diatomeen-Taxa beschrieb, erkannten Stabel (1991) und Sommer et al. (1993) erste Veränderungen innerhalb der Phytoplanktongemeinschaft bei den relativen Anteilen auf der Ebene der Algengruppen.

So kam es mit der Re-Oligotrophierung innerhalb der Kieselalgen zu einer Artenverschiebung von zentrischen zu pennaten Diatomeen und insbesondere zu einer Abnahme der Grün- und Blaualgenbiomassen, die während der eutrophen Phase ihre Maxima hatten. Diese Entwicklung wird auch für andere voralpine Seen beschrieben (Salmaso 2000, Anneville et al. 2005, Dokulil & Teubner 2005 etc.) und in einem TP-Biomasse-Modell für die wichtigsten Algengruppen (Watson et al. 1992, 1997) als erwartete Reaktion auf Re-Oligotrophierung vorhergesagt. Watson et al. beschreiben basierend auf den Daten von etwa 300 Seen einen sigmoiden Zusammenhang von Algenbiomassen und Phosphorkonzentrationen. Die vorliegenden Daten der Bodensee-Phytoplanktonentwicklung zeigen deutlich, dass nicht nur bei der Analyse zusammengefasster Daten vieler Seen, sondern auch über den Phosphorgradienten eines einzelnen Sees betrachtet die Phytoplankton-Biomasse nicht unbedingt linear mit der Nährstoffkonzentration verbunden ist, sondern es oberhalb einer Phosphorkonzentration von 50 µg/L zu einer Sättigung kommt. Als Ursachen dafür dürfte eine Kombination von Faktoren eine Rolle spielen, die sich als Limitierung der Systemkapazität (*carrying capacity*) durch verschiedene bottom-up und top-down Prozesse zusammenfassen lassen.

So kann sich die Limitierung des Systems von Phosphor zu anderen Nährstoffen verschoben haben, z. B. Stickstoff oder Silikat. Eine Stickstofflimitierung ist aufgrund der festgestellten hohen Konzentrationen eher unwahrscheinlich beim Bodensee. Bei stickstofflimitierten Bedingungen können zur Nitrifizierung von atmosphärischem Stickstoff befähigte Cyanobakterienarten ökologisch Vorteile erlangen, für die es jedoch keine Anzeichen im Sinne von deutlichen Biomassemaxima oder einer Dominanz dieser Algengruppe gab. Im Gegensatz dazu gibt es tatsächlich Hinweise darauf, dass eine verstärkte Silikatzehrung während der hocheutrophen Phase in einigen oberflächennahen Bereichen des Epilimnions das Kieselalgenwachstum limitiert hat, ein solcher Effekt konnte jedoch nicht für die gesamte beprobte 0-20m Wasserschicht festgestellt werden. Es ist eher davon auszugehen, dass während der eutrophen Phase des Sees die Lichtlimitierung des Phytoplanktons durch Selbstbeschattung eine wichtige und größere Rolle spielt als im wieder oligotrophen Bodensee.

Jedoch darf bei diesen Betrachtungen nicht außer Acht gelassen werden, dass es sich nur um eine trophische Ebene handelt, namentlich die der Primärproduzenten. Sicherlich ist das System bei höherem Nährstoffgehalt produktiver, unterhält aber dadurch mehr und schneller wachsende Konsumenten auf mehreren Ebenen, die zwar die Mehrproduktion der Algen verbrauchen, aber selber auch die Gesamtbiomasse des produktiveren Systems erhöhen. Anthropogene Faktoren, wie unterschiedliche fischereiliche Bewirtschaftungsregime, könnten ebenfalls eine Rolle spielen, wurden jedoch nicht mit in diese Analyse einbezogen. Eine Kombination all dieser Faktoren könnte zur Erklärung beitragen, dass in der Summe die Algenbiomasse über den weiteren Verlauf des Phosphorgradienten nach Überschreiten des Schwellenwertes von ca. 50 µg/L relativ konstant geblieben ist.

Nach dem Eutrophierungspeak konnte sich die trophogene Zone wieder bis in tiefere Schichten ausdehnen, weil die aufgrund zunehmender Nährstofflimitierung geringeren Algendichten an der Wasseroberfläche wieder mehr Licht durchließen, so dass sich die für das Phytoplankton zum Wachstum nutzbare Wassertiefe vergrößert hat. So blieb die Algenbiomasse trotz Nährstoffverknappung weiterhin auf einem stabilen Level und sank erst auf ein niedrigeres Niveau, als nach 1990 die Phosphorkonzentrationen noch weiter abnahmen. Die Nährstoffbe-

dingungen (bezogen auf Phosphor) entsprachen 1990 dem Stand von 1965, dem Beginn der Datenreihe.

Die Analyse der Phytoplanktonbiomassen auf einen Zusammenhang mit der Trophieentwicklung und der Dynamik der Wassertemperaturen zeigt deutlich, dass im statistischen Modell der Regimeshift des Phytoplanktons unabhängig von den klimatischen Veränderungen stattfand. Ein Zusammenhang besteht vielmehr hauptsächlich mit der graduellen Veränderung der Phosphorkonzentrationen. Auch mechanistisch würde ein Einfluss der Wassertemperaturen unter Berücksichtigung der tatsächlich eingetretenen Veränderungen beim Phytoplankton der gängigen Theorie widersprechen. Üblicherweise werden die Klimawandel-Effekte als den Eutrophierungseffekten ähnlich beschrieben: so seien insbesondere höhere Biomassen von Grünalgen und Cyanobakterien zu erwarten (z. B. Paerl & Huisman 2008). Diese konnten im Bodensee zumindest auf Basis der Jahresmittelwerte nicht festgestellt werden, im Gegenteil zeigten die Biomassen dieser Algengruppen mit die stärksten Abnahmen. Da auch nach der sprunghaften Veränderung der mittleren Wassertemperatur um etwa 0,7 °C die maximalen Oberflächentemperaturen weiterhin nicht mehr als 24 °C erreichten, kommen negative Effekte auf die Wachstumsraten durch Überschreiten physiologischer Temperaturoptima bei den Algen ebenfalls eher nicht in Frage. Ebenso dürfte der Effekt der Temperaturerhöhung auf die Filtrierungsraten des herbivoren Zooplanktons geringer ausgefallen sein als deren oligotrophiebedingter Abundanzrückgang. Die Ergebnisse der GAM-Analyse und die Bewertung des ökologischen Kontexts lassen zusammenfassend den Schluss zu, dass die beschriebenen Muster der Phytoplanktonbiomassen im Jahresmittel das Ergebnis der Trophieveränderung sind und in keinem statistischen Zusammenhang mit der Temperaturänderung standen. Mögliche spezifische Effekte der Klimaerwärmung auf das Phytoplankton des Bodensees sollen hier nicht negiert werden, dazu sind allerdings weitere Untersuchungen z.B. für eingeschränkte Zeiträume (wie auf Frühjahr und/oder Sommer beschränkt) oder auf höherem taxonomischen Niveau (Analyse einzelner Schlüsselarten und Gattungen) notwendig. Die beschriebene Entwicklung der Biomassen des Bodenseephytoplanktons unterstreicht eindrücklich die Bedeutung von Schwellenwerten und nicht-linearen Reaktionen innerhalb ökologischer Systeme.

Kompensatorische Dynamiken

Arten, die sehr ähnliche ökologische Ansprüche an ihre Umwelt haben, schließen sich in der Regel durch interspezifische Konkurrenz in dem Sinne aus, dass sich die konkurrenzstärkere, d.h. besser angepasste Art, durchsetzt (Krebs 1993). Arten des Phytoplanktons unterscheiden sich in ihren Ansprüchen bei Nährstoffaufnahme, Lichtausnutzung oder Wachstumsrate. In einem heterogenen System wie einem Gewässer erlangen durch häufig wechselnde Umweltbedingungen und Tiefendifferenzierung immer wieder unterschiedliche Arten ökologische Vorteile. Vasseur et al. (2005) zeigten, dass die Dynamiken des gut- und die des schlecht-fressbaren Phytoplanktons im Bodensee saisonal zeitweise kohärent und teilweise kompensatorisch verlaufen, und führten dies auf den saisonalen Wechsel der wachstumsbegrenzenden Faktoren, insbesondere des unterschiedlich stark ausgeprägten ökologischen Drucks des Zooplanktons auf diese beiden funktionellen Größenklassen zurück (Vasseur et al. 2005). Innerhalb der funktionellen Gruppen sind die Reaktionen auf die Umweltbedingungen sich am ähn-

lichsten (Sandgren 1988, Litchman & Klausmeier 2008, Bruggeman et al. 2009), die einzelnen Algengruppen reagieren aber unterschiedlich auf die vielfältigen Umweltverhältnisse. Auch bei graduellen, langfristigen Umweltveränderungen können Arten, die auf Umweltstress mit Abundanzrückgängen reagieren, durch besser angepasste Arten ersetzt werden, wodurch Kompensation einer ökosystemaren Dienstleistung wie der Primärproduktion möglich ist (Gonzalez & Loreau 2009, Klug et al. 2000). Die Beziehung der funktionellen Algengruppen zueinander spiegelt sich mathematisch in ihrer Kovarianz wider, also dem Auftreten synchroner oder kompensatorischer Dynamiken. Eine Phase zeitverzögerter Reaktion der Algengesamtbiomasse auf sich verändernde Nährstoffverhältnisse kann ein Indiz für solche kompensatorischen Dynamiken (Dokulil & Teubner 2005) sein.

Houlahan et al. (2007) argumentieren, dass die Biomassen der meisten Arten in natürlichen Lebensgemeinschaften miteinander positiv kovariieren und somit kompensatorische Dynamiken nicht häufig seien, weil die Arten gemeinsam dem Einfluss abiotischer Faktoren unterliegen. Auch die Analyse der Bodensee-Phytoplanktonartengemeinschaft zeigt bei einer Betrachtung über den gesamten Untersuchungszeitraum eine eindeutig synchrone Dynamik, d.h. die Dynamik der Algenbiomassen folgte mehrheitlich gemeinsam dem Einfluss der Verfügbarkeit des wichtigsten Nährstoffes Phosphor. Dies gilt allerdings nur für lange Zeiträume, die einen großen Gradienten des Hauptfaktors „Phosphorkonzentration“ abdecken. Kürzere Zeiträume zeigten kompensatorische oder voneinander unabhängige Beziehungen zwischen den Algengruppen. Insbesondere während der ersten Hälfte der Zeitreihe, die einen Zeitraum sich überlappender Phosphorkonzentrationen während Eutrophierung (1965-1979) und Re-Oligotrophierung (1979-1990) abdeckte, war die Beziehung der Algengruppen zueinander von negativen Kovarianzen, also einer kompensatorischen Dynamik, geprägt, d.h. unterschiedliche Algengruppen wechselten einander ab (Jochimsen et al. 2013). Gleichzeitig blieb in diesem Zeitraum die Gesamtbiomasse stabil, das System zeigte die Fähigkeit zur Toleranz der sich verändernden Nährstoffverfügbarkeit bei gleichzeitiger Aufrechterhaltung der Ökosystemfunktion „Primärproduktion“. Diese Resilienz *sensu* Holling (1973) trägt zur Stabilität des Sees bei. Während kürzerer Zeitskalen bzw. über kürzere Bereiche eines Nährstoffgradienten müssen kompensatorische Dynamiken also nicht unbedingt selten sein, sondern könnten häufiger als bisher angenommen auftreten.

Das hier anhand der Bodensee-Algengemeinschaft beschriebene Auftreten der kompensatorischen Dynamiken ist im Übrigen unabhängig von der absoluten Anzahl der erfassten Arten. Die Kovarianz der Biomassen wurde auf der Ebene der Algengruppen berechnet, so dass ein Portfolio-Effekt (Doak et al. 1998), der bei höherer Diversität mit einer höheren Anzahl von funktionellen Gruppen und somit einer höheren Anzahl möglicher funktioneller Beziehungen in Zusammenhang stehen kann, für die Berechnung keine Rolle spielt, da die Diversität ($n=8$) zu jedem Zeitpunkt konstant blieb.

Zusammenfassend zeigten die Analysen, dass die Algengesamtbiomasse des Bodensee-Obersees im Jahresmittel in einer streng nicht-linearen Art und Weise auf die Verringerung des Nährstoffangebots reagiert hat. Dabei setzte sich die Reaktion der höchsten Hierarchieebene „Gesamtbiomasse“ aus den individuellen Reaktionen der Algengruppen zusammen und hat die Variabilität in der Dynamik der Ökosystemdienstleistung „Biomasse“ bzw. „Produktivität“ abgepuffert. Im Jahresmittel waren keine signifikanten Einflüsse klimatischer Faktoren (anhand Wassertemperaturveränderungen) zu erkennen. Die TP-Algenbiomasse-Beziehung

zeigte eine mit steigenden TP-Werten abflachende, sigmoide Form und blieb so bei hoher TP-Konzentration relativ konstant. Während der Re-Oligotrophierung verringerte sich die Algenbiomasse erst bei mittleren und geringen Phosphorkonzentrationen, was darauf hinweist, dass andere limitierende Faktoren (Herbivorie, Lichtlimitation) letztendlich von einer P-Limitation abgelöst wurden. Die Regulation des Systems hat sich demnach von einer *top-down* zu einer *bottom-up* Regulation verschoben (siehe auch Kerimoglu et al. 2013). Das bedeutet, dass die klassischen Biomasse- bzw. Chlorophyll-TP Beziehungen (Dillon & Riegler 1974, Vollenweider & Kerekes 1982), die auf den aggregierten Daten einer Vielzahl von Seen beruhen, nur bedingt die Reaktion in einem individuellen See vorhersagen können bzw. nur Anhaltspunkte liefern können. Daher ist die Analyse von Verschiebungen bei den Arten bzw. Großgruppen für das Management von Renaturierungsmaßnahmen ein wichtiges Hilfsmittel, um erste Erfolge zu erkennen, auch wenn die Gesamtbiomasse noch nicht auf eine etwaige Nährstoffreduktion reagiert hat.

Arbeiten der vergangenen Jahre zeigen, dass Ökosysteme oft mit abrupten Veränderungen ihres Zustandes auf Störung reagieren (Scheffer et al. 2001). So wurde gezeigt, dass in flachen Seen eine Veränderung des Trophiegrads ein abruptes Umschalten zwischen zwei stabilen Zuständen induzieren kann: Bei niedriger Trophie dominieren Makrophyten, die auf Sonneneinstrahlung an ihren Litoral-Standpunkten angewiesen sind, während bei hoher Trophie Phytoplankter vorherrschen, die den Makrophyten im Wettbewerb um die Ressource Licht überlegen sind (Scheffer & Carpenter 2003).

Eine Studie an vier Nordsee-Phytoplankton- bzw. Chlorophyll-Zeitreihen beschrieb eine hohe Wahrscheinlichkeit, dass ein System nach einer Störung nicht mehr zu seinem ursprünglichen (historischen) Zustand zurückkehrt, auch wenn die Störung (hier Stickstoff-Zufuhr) wieder beseitigt würde (Duarte et al. 2009). Die Autoren zeigten, dass bei den untersuchten Systemen die Trajektorien der Diatomeen-Biomasse bzw. Chlorophyll-Gehalte auf Hin- und Rückweg unterschiedliche Verläufe nahmen und sich ein anderer, vom Ursprungszustand unterscheidender, Endzustand einstellte. Die mögliche Ursache sehen die Autoren darin, dass sich die abiotischen Referenz-Konfigurationen, sogenannte *baselines*, verschieben, z. B. durch den Klimawandel oder Veränderungen in der Nahrungsnetzstruktur. Auch für Seen wurde ein solcher Hysteresis-Effekt vermutet (Jeppesen et al. 2005, Dokulil & Teubner 2005).

Im Gegensatz zu den genannten Beispielen fanden sich allerdings für die Dynamik des Bodensee-Phytoplanktons im Bereich sich auf Hin- und Rückweg überlappender TP-Konzentrationen von ~35-87 µg/L ähnliche Trajektorien, und damit trotz der hohen Resilienz der Gesamtbiomasse während der Hochphase der Eutrophierung kein Hysteresis-Effekt. Vielmehr zeigten die Gesamtbiomasse wie auch die Mehrzahl der Algengruppen (TP-Trajektorien) sowie die aggregierte Gemeinschaftszusammensetzung (NMDS) eine ähnliche Beziehung mit Phosphor unabhängig davon, ob TP_{MIX} stieg oder sank.

Der Zeitraum sich überlappender TP-Bereiche während Eu- und Re-Oligotrophierung deckt bei der Bodensee-Zeitreihe die Jahre 1965 bis 1990 ab, also nur die Hochbiomassephase vor dem Regimeshift. Daher ist es insofern bedauerlich, dass die regelmäßige Phytoplanktonbeprobung erst 1965 aufgenommen wurde, denn eine einige Jahre weiter zurückreichende Zeitreihe hätte durchaus Aufschluss auf die spannende Frage geben können, ob

auch auf dem Pfad der zunehmenden Eutrophierung ein solcher Regimeshift von niedrigen auf hohe Biomassen stattgefunden hat. Es besteht jedoch noch die Möglichkeit, zumindest qualitativ die Ähnlichkeit der Gemeinschaftszusammensetzung der oligotrophen Jahre mit den historischen Phytoplanktonaufzeichnungen zu vergleichen. Mit dem Wiedererscheinen z. B. der *Cyclotella*-Arten und weiteren Diatomeen-Taxa aus überlieferten Planktongesellschaften aus den 1950er Jahren bestehen Indizien, dass sich die Planktongemeinschaft zukünftig wieder einem oligotrophen und schon zuvor beschriebenen Zustand annähert.

In der Summe zeigen diese Ergebnisse, dass es mit geeigneten und langfristigen Restaurierungsmaßnahmen, also vor allem der Phosphatfällung in Kläranlagen, möglich ist, auch erheblich gestörte Ökosysteme auf einen umweltverträglichen und naturnahen Zustand zurückzubringen. Einschränkend sollte aber nicht unerwähnt bleiben, dass der Bodensee im Gegensatz zu z. B. einigen stark überdüngten Seen im Schweizer Mittelland von hyper- und polytrophen Zuständen und schweren Belastungen durch Algenteppiche und vor allem von Auswirkungen potentiell toxischer Cyanobakterienarten verschont geblieben ist.

Entwicklung der saisonalen Biomassen

Die beschriebenen Veränderungen der Zusammensetzung des Phytoplanktons im Jahresmittel als Reaktion auf die Entwicklung des Trophiegrads des Sees sind das Resultat der individuellen Reaktionen der Algen auf vielen weiteren Zeitskalen. So zeigt die Biomasseentwicklung des Phytoplanktons eine saisonale Komponente, die, wie schon die Arbeiten von Kümmerlin (1991) und Stabel (1991) zeigten, bei der alleinigen Betrachtung von Jahresbiomassemitteln verloren gehen (Gaedke & Schweizer 1993). Die Biomasseverteilung variierte im Jahresverlauf stärker als im langfristigen Unterschied zwischen den eutrophen und oligotrophen Jahren. Der Ablauf der Sukzession hängt dabei vom Trophiegrad und vom Typus des Sees ab (Reynolds 1984, Sommer 1986). Der Jahresmittelwert der Planktonbiomasse umfasst die Dynamiken einer vollständigen Vegetationsperiode, die sich, anders als bei den meisten terrestrischen Systemen, von Jahr zu Jahr wiederholt, womit aufeinanderfolgende Jahre aufgrund dieser Zyklizität ihrer Sukzession gut miteinander vergleichbar sein sollten. Allerdings spielen insbesondere klimatische Ereignisse eine stochastische Rolle für die interannuelle Variabilität der Jahresbiomassen, ebenso wie Trends abiotischer Faktoren langfristige Veränderungen bedingen. Die Bedeutung auch kleinskaliger Prozesse, z. B. tageweiser Veränderungen im Lichtregime auf die Metabolik der Nährstoffaufnahme und somit auf das Wachstum der Algen, wurde bereits experimentell bestätigt (Litchman et al. 2004), so dass längere bewölkte Phasen oder Phasen vermehrter Windaktivität, die die Mischungstiefe erhöhen, die erzielbare Biomasse unter ansonsten vergleichbaren Bedingungen beeinflussen können. Die klimatischen Ereignisse können u. a. den Zeitpunkt des Beginns der Frühjahrsblüte beeinflussen (Peeters et al. 2007, Straile et al. 2003), während langfristige Veränderungen des Nährstoffgradienten eher beeinflussen, ob die Verteilung der Phytoplanktonbiomassen im saisonalen Jahresverlauf frühjahrs- oder sommerlastig ist (Gaedke & Schweizer 1993). Veränderungen der Phytoplanktonzusammensetzung wären vor allem zu den Zeitpunkten im Jahr zu erwarten, zu denen sich die Nährstoffverfügbarkeit zuerst verändert. Also wäre mit Re-Oligotrophierung des Bodensees ein weiter nach vorne rückender Zeitpunkt zunehmender

Nährstofflimitierung zu erwarten, wodurch die saisonale Biomasseverteilung zugunsten von Frühjahrsmaxima beeinflusst werden sollte (Sommer 1987, Gaedke & Schweizer 1993).

Während der langfristigen Veränderung des Bodensees von einem meso-eutrophen Gewässer zurück zu einem oligotrophen, naturnahen Zustand entsprach die saisonale Entwicklung der Biomassen und der Zusammensetzung der Phytoplanktongemeinschaft weitgehend der jeweils typischen Sukzession nach Reynolds (1984) oder Sommer et al. (1986). So werden während der nährstoffreichen Periode nach den von zentrischen Diatomeen gebildeten Frühjahrsblüten in der zweiten Hälfte der Vegetationsperiode insbesondere hohe relative Anteile von Grün- und Blaualgentaxa festgestellt, während diese mit der Re-Oligotrophierung zugunsten erhöhter Cryptophyten- und Chrysophyten-Anteile zurückgehen und es innerhalb der Kieselalgen zu einer Dominanz der pennaten Formen kommt.

Es wurde vorhergesagt, dass der globale Klimawandel und erhöhte Wassertemperaturen die Phytoplanktonentwicklung besonders im Frühjahr beeinflussen werden (Peeters et al. 2007). Dabei wirkt jedoch eine Vielzahl verschiedener Prozesse, die teilweise gegenteilige Auswirkungen haben. Eine Erhöhung der Wassertemperatur beschleunigt physiologische Prozesse und könnte höhere Biomassen bedingen. Höhere Temperaturen verstärken die Wassersäulenstabilität, was die Nährstoffverfügbarkeit beschränken würde, da der Nachschub aus tieferen Wasserschichten ausbleibt (Straile et al. 2010). Höhere Wassertemperaturen im Frühjahr stehen in einem Zusammenhang mit einem früheren Beginn der Stratifizierung, so dass die Blüte früher beginnt. Dabei ist die interannuelle Variabilität allerdings sehr hoch und kann bis zu zwei Monate betragen (Peeters et al. 2007). Diese interannuelle Variabilität führte vermutlich zu positiven Korrelationen der Biomasse des Gesamtphytoplanktons und verschiedener Algengruppen mit der März-Wassertemperatur während des Frühjahrs und führte in Folge – aufgrund der Regelmäßigkeit der saisonalen Planktonsukzession – zu abwechselnd negativen und positiven Korrelationen während des Jahresverlaufs.

Die negativen Korrelationen der Biomassen während des Frühsommers, d.h. während der Klarwasserphase mit den März-Wassertemperaturen werden vermutlich durch einen Temperatureinfluss auf das Wachstum der Herbivoren (*Daphnia*) mit verursacht. Je höher die Wassertemperaturen während des Frühjahrs, desto früher tritt im Bodensee die Klarwasserphase ein (Straile 2000). Insgesamt läßt sich somit vermuten, dass für das Phytoplankton indirekte Temperatureffekte durch physikalische Prozesse und Zooplankton-*grazing* im Vergleich zu weniger starken direkten Effekten auf die Physiologie der Algenzellen überwiegen. Wenn die verschiedenen Algengruppen alle eine gemeinsame bzw. gleichartige Abhängigkeit von Schlüsselereignissen wie dem Beginn der Stratifizierung aufzeigen, kann eine synchrone Entwicklung der Phytoplanktonzusammensetzung erwartet werden, auch wenn sich Schlüsselereignisse innerhalb des Jahres verschieben. Wenn die Algengruppen unterschiedlich reagieren, resultiert dadurch eine Veränderung in der Gemeinschaftszusammensetzung, was auch eine zeitliche Entkopplung von Prozessen in verschiedenen trophischen Ebenen zur Folge haben könnte (*match-mismatch*-Theorie, Cushing 1995, Seebens et al. 2009). Derartige Auswirkungen könnten sich auch bereits ergeben, wenn sich durch die Veränderung in der Algenzusammensetzung die Futterqualität verändern würde, z. B. hin zu nicht-fressbaren oder weniger nahrhaften oder gar toxischen Arten.

Zusammenfassend konnten die beobachteten Entwicklungen in der saisonalen Variabilität des Bodensee-Phytoplanktons hauptsächlich auf die direkten und indirekten Veränderungen der Nährstoffverfügbarkeit zurückgeführt werden. Auswirkungen der klimatischen Veränderung des Systems, insbesondere des Regimeshifts bei den Wassertemperaturen auf die Algenbiomassen blieben marginal. Die im Bereich von wenigen Wochen liegenden Schwankungen im Beginn des Frühjahrswachstums der Gesamtalgen und einiger taxonomischer Gruppen konnten teilweise mit der März-Wassertemperatur erklärt werden. Mögliche langfristige Verschiebungen der Biomasseverteilungen liegen vermutlich noch innerhalb der natürlichen meteorologischen Variabilität und werden möglicherweise noch von der für phänologische Analysen geringen Auflösung des Beprobungsintervalls von zwei Wochen verdeckt.

Schlussfolgerungen und Ausblick

Nach dem Blauen Bericht der IGKB von 1989, bei dem die Phytoplanktonentwicklung bis 1986 berücksichtigt werden konnte, werden hier erstmals im Rahmen der *Blauen Reihe* die langfristigen Auswirkungen der Re-Oligotrophierung auf die ökologische Entwicklung des Phytoplanktons dargestellt. Die wichtigsten Erkenntnisse dieser Studie seien hier noch einmal zusammengefasst:

Die Auswirkungen der Eutrophierung auf die Phytoplanktongemeinschaft wurden zu einem großen Teil wieder rückgängig gemacht. Die heutigen Algenbiomassen wurden auf einen Wert verringert, der unter den Biomassen liegt, die zu Beginn des Monitorings Mitte der 1960er ermittelt wurden. Die Basis für die pelagische Nahrungskette ist kleiner geworden. Es wurde gezeigt, dass kompensatorische Dynamiken, also das abwechselnde Auftreten verschieden gut an sich verändernde Umweltbedingungen angepasster Arten, eine große Bedeutung für die Aufrechterhaltung von Ökosystemfunktionen haben können, jedoch nur solange, bis der Druck des Umweltstressors auf das Phytoplankton (in diesem Fall: abnehmende Phosphorkonzentrationen) zu groß wurde und sich ein neuer stabiler Zustand einstellte. Dabei waren der Hin- und Rückweg der Reaktion der Phytoplanktonzönose in ihrem Ablauf relativ ähnlich.

Zumindest für die Entwicklung der Algenbiomassen konnte allerdings kein direkter Zusammenhang mit der globalen Klimaveränderung, deren atmosphärischen Mustern (NAO) oder den über den Zeitraum von 40 Jahren im Jahresmittel um über 1°C gestiegenen Wassertemperaturen im Epilimnion festgestellt werden, wobei die meteorologische Variabilität und die Beprobungsfrequenz eine Rolle spielen. Signifikante langfristige Trends waren hier bisher noch nicht zu erkennen, weil warme Jahre sich weiterhin mit kälteren Jahren abwechseln. Die Phänologie der Algenentwicklung zeigte sich zudem nicht nur abhängig von der klimatischen Variabilität, sondern korrelierte auch mit Veränderungen des Trophiegrads. Bei weniger verfügbarem Phosphor nach der Winterzirkulation war nicht nur die Biomasse während der Algenblüte niedriger, auch der Blütehöhepunkt trat früher ein. Die Schwerpunkte der Algenverteilung im saisonalen Jahresverlauf haben sich für einige Algentaxa erheblich verändert.

Unser Wissen über die Muster, nach denen die natürliche Sukzession abläuft und darüber, wie diese auf die natürliche Variabilität der Umweltfaktoren reagiert, ist noch immer begrenzt. Gerade auch das Verständnis der biologischen Interaktionen in der Nahrungskette erfordert eine solide Datenbasis. Aus diesen Gründen haben neben experimentellen Daten auch ökologische Langzeit-Datenreihen, die mit konsistenten Methoden und in regelmäßigen Abständen erhoben werden, ihre Berechtigung, nicht nur für die angewandte Limnologie. Deren Auswertung mag zu großen Teilen deskriptiven Charakters sein, und ist in der Aussagekraft naturgemäß auch nicht vollumfänglich mit empirischen Experimenten unter kontrollierten Bedingungen vergleichbar, ermöglicht aber dennoch, ökologische Grundlagen und Zusammenhänge zu erkennen und die Veränderungen von Abundanz und Zusammensetzung des Planktons sinnvoll zu interpretieren und mit ähnlichen Mustern anderer Systeme zu vergleichen. Desweiteren können die Reaktionen des Gewässers auf Maßnahmen nur mit Hilfe von Langzeituntersuchungen bewertet werden, da es aufgrund der Resilienz von Ökosystemen, z. B. durch kompensatorische Dynamiken, lange dauern kann, bis sich erste Erfolge zeigen. Gegenüber

der auf die lange Sicht zeitlich und finanziell sicherlich weniger aufwändigen sondenbasierten *in situ* Pigmenterfassung ist diese klassische Art des Monitoring insofern vorteilhaft, als dass sich im Gegensatz zu diesen neben Informationen über Zusammensetzung der Artengemeinschaft (anhand der relativen spezifischen Pigment-Anteile) und der Höhe der Produktion auch Informationen über Artenverschiebungen (Indikatorarten) innerhalb der Algengruppen und die Diversität des Systems erlangen lassen, die eine zusätzliche wertvolle ökologische Bedeutungsebene einführen.

Die Restaurierung des Bodensees war in Bezug auf Maßnahmen im Abwasserbereich sehr erfolgreich, was Phosphorkonzentrationen und Algenbiomassen zeigen. Zukünftig bleiben noch die Aufgaben, die diffusen Einträge, insbesondere des Stickstoffs, aus der Landwirtschaft im Einzugsgebiet ebenso wie den atmosphärischen Eintrag von Nährstoffen zu verringern. Da sich die Algenbiomasse und die deren Zusammensetzung direkt und indirekt kontrollierenden Phosphorkonzentrationen auf einem vermutlich stabilen Level eingependelt haben, eröffnet sich die Möglichkeit, die zukünftigen Veränderungen der Phytoplanktonzusammensetzung in einen besseren Zusammenhang mit den klimatischen Rahmenbedingungen zu bringen.

Literaturverzeichnis

- Adrian, R., C. O'Reilly, H. Zagarese, S. Baines, D. Hessen, W. Keller, . . . M. Winder (2009). "Lakes as sentinels of climate change." *Limnology and Oceanography* **54**(6): 2283-2297.
- Akaike, H. (1974). "A new look at the statistical model identification." *IEEE Transactions on Automatic Control* **19**: 716-723.
- Alheit, J., C. Möllmann, J. Dutz, G. Kornilovs, P. Loewe, V. Mohrholz und N. Wasmund (2005). "Synchronous ecological regime shifts in the central Baltic and the North Sea in the late 1980s." *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* **62**(7): 1205-1215.
- Anneville, O., S. Gammeter und D. Straile (2005). "Phosphorus decrease and climate variability: mediators of synchrony in phytoplankton changes among European peri-alpine lakes." *Freshwater Biology* **50**(10): 1731-1746.
- Anneville, O. und Pelletier (2000). "Recovery of Lake Geneva from eutrophication: quantitative response of phytoplankton." *Archiv für Hydrobiologie* **148**(4): 607-624.
- Auerbach, M., W. Maerker und J. Schmalz (1924). "Hydrographisch-biologische Bodenseeuntersuchungen I. Ergebnisse der Jahre 1920-1922." *Arch. Hydrobiol. Suppl.* **3**: 597-738.
- Auerbach, M., W. Maerker und J. Schmalz (1926). "Hydrographisch-biologische Bodenseeuntersuchungen II. Ergebnisse der Jahre 1923 und 1924 und Zusammenfassung 1920 bis 1924." *Verh. naturwiss. Ver. Karlsruhe* **30**: 1-128.
- Blenckner, T., R. Adrian, D. Livingstone, E. Jennings, G. Weyhenmeyer, G. George, . . . K. Teubner (2007). "Large-scale climatic signatures in lakes across Europe: a meta-analysis." *Global Change Biology* **13**(7): 1314-1326.
- Bossard, P., S. Gammeter, C. Lehmann, F. Schanz, R. Bachofen, H.-R. Bürgi, . . . U. Zimmermann (2001). "Limnological description of the Lakes Zürich, Lucerne, and Cadagno." *Aquatic Sciences - Research Across Boundaries* **63**(3): 225-249.
- Bruggeman, J., J. Heringa und B. Brandt (2009). "PhyloPars: estimation of missing parameter values using phylogeny." *Nucleic acids research* **37**: 179-184.
- Bürgi, H.-R., H. Bührer und B. Keller (2003). "Long-Term Changes in Functional Properties and Biodiversity of Plankton in Lake Greifensee (Switzerland) in Response to Phosphorus Reduction." *Aquatic Ecosystem Health & Management* **6**(2): 147-158.
- Carpenter, S. (2005). "Eutrophication of aquatic ecosystems: Bistability and soil phosphorus." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **102**(29): 10002-10005.
- Clarke, K. R. (1993). "Non-parametric multivariate analyses of change in community structure." *Australian Journal of Ecology* **18**: 117-143.
- Cleveland, W. S. (1979). "Robust locally weighted regression and smoothing scatterplots." *J. Amer. Statist. Assn.* **74**: 829-836.
- Conversi, A., S. Fonda Umani, T. Peluso, J. Molinero und A. Santojanni (2010). "The Mediterranean Sea Regime Shift at the End of the 1980s, and Intriguing Parallelisms with Other European Basins." *PLoS ONE* **5**(5): e10633.
- Cushing, D. H. (1995). *Population production and regulation in the sea : a fisheries perspective*. Cambridge ; New York, Cambridge University Press.
- Diamond, J. M. und R. M. May (1977). "Species Turnover Rates on Islands: Dependence on Census In-

- terval." *Science* **197**: 266-270
- Dillon, P. J. und F. H. Rigler (1974). "The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes." *Limnology and Oceanography* **19**(5): 767-773.
- Doak, D. F., D. Bigger, E. K. Harding, M. A. Marvier, R. E. O'Malley und D. Thomson (1998). "The Statistical Inevitability of Stability-Diversity Relationships in Community Ecology." *The American Naturalist* **151**(3): 264-276.
- Dokulil, M., A. Jagsch, G. George, O. Anneville, T. Jankowski, B. Wahl, . . . K. Teubner (2006). "Twenty years of spatially coherent deepwater warming in lakes across Europe related to the North Atlantic Oscillation." *Limnology and Oceanography* **51**(6): 2787-2793.
- Dokulil, M. und K. Teubner (2005). "Do phytoplankton communities correctly track trophic changes? An assessment using directly measured and palaeolimnological data." *Freshwater Biology* **50**(10): 1594-1604.
- Dormann, C. F. (2002). "Monitoring - ökologische und statistische Abgründe." unveröffentlichtes Manuskript.
- Downing, J. A., S. B. Watson und E. McCauley (2001). "Predicting Cyanobacteria dominance in lakes." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*: 1905-1908.
- Duarte, C., D. Conley, J. Carstensen und M. Sanchez-Camacho (2009). "Return to Neverland: Shifting baselines affect eutrophication restoration targets." *Estuaries and Coasts* **32**(1): 29-36-36.
- Elster, H.-J. (1974). "Das Oekosystem Bodensee in Vergangenheit, Gegenwart und Zukunft." *Schriften des Vereins fuer Geschichte des Bodensees und seiner Umgebung* **92**: 233-250.
- Elster, H.-J. (1974). "History of Limnology." *Mitteilung int. Ver. Limnol.* **20**: 7-30.
- Elster, H.-J. und B. Motsch (1966). "Untersuchungen über das Phytoplankton und die organische Urproduktion (n einigen Seen des Hochschwarzwaldes, im Schleinsee und Bodensee." *Arch. Hydrobiol. Suppl.* **28**: 291-376.
- EU (2000). "Europäische Wasserrahmenrichtlinie."
- Falkowski, P., M. Katz, A. Knoll, A. Quigg, J. Raven, O. Schofield und F. J. R. Taylor (2004). "The evolution of modern eukaryotic phytoplankton." *Science* **305**(5682): 354-360.
- Field, C., M. Behrenfeld, J. Randerson und P. Falkowski (1998). "Primary Production of the Biosphere: Integrating Terrestrial and Oceanic Components." *Science* **281**(5374): 237-240.
- Figura, S., D. M. Livingstone, E. Hoehn und R. Kipfer (2011). "Regime shift in groundwater temperature triggered by the Arctic Oscillation." *Geophys. Res. Lett* **38**(23): L23401.
- Gaedke, U. und A. Schweizer (1993). "The first decade of oligotrophication of Lake Constance - I The response of phytoplankton biomass and cell size." *Oecologia* **93**(2): 268-275.
- Gonzalez, A. und M. Loreau (2009). "The causes and consequences of compensatory dynamics in ecological communities." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **40**(1): 393-414.
- Grim, J. (1939). "Beobachtungen am Phytoplankton des Bodensees (Obersee) sowie deren rechnerische Auswertung." *Int. Rev. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr.* **39**: 193-315.
- Grim, J. (1955). "Die chemischen und planktologischen Veränderungen des Bodensees-Obersees in den letzten 30 Jahren." *Arch. Hydrobiol. Suppl.* **22**(310-322).
- Grim, J. (1967). "Der Phosphor und die pflanzliche Produktion im Bodensee." *Gas-u. Wasserfach (Wasser)* **108**: 1261-1271.

- Güde, H. und T. Gries (1998). "Phosphorus fluxes in Lake Constance." *Advances in Limnology* **53**: 505-544.
- Harris, G. (1986). *Phytoplankton ecology-structure, function and fluctuation*, Chapman and Hall, London.
- Hillebrand, H., C.-D. Dürselen, D. Kirschtel, U. Pollinger und T. Zohary (1999). "Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae." *Journal of Phycology* **35**(2): 403-424.
- Holling, C. S. (1973). "Resilience and stability of ecological systems." *Annual Review of Ecological Systems* **4**: 1-23.
- Houlahan, J. E., D. J. Currie, K. Cottenie, G. S. Cumming, S. K. M. Ernest, C. S. Findlay, . . . S. M. Wondzell (2007). "Compensatory dynamics are rare in natural ecological communities." *PNAS* **104**(9): 3273-3277.
- Huisman, J. und F. J. Weissing (2001). "Fundamental Unpredictability in Multispecies Competition." *American Naturalist* **157**(5): 488-494.
- Hurlbert, S. H. (1971). "The Nonconcept of Species Diversity: A Critique and Alternative Parameters." *Ecology* **52**(4): 577-586.
- Hurrell, J. W. (1995). "Decadal Trends in the North Atlantic Oscillation: Regional Temperatures and Precipitation." *Science* **269**: 676-679.
- Hutchinson, G. E. (1961). "The Paradox of the Plankton." *The American Naturalist* **95**(882): 137-145.
- IBKF (2010). "Internationale Bevollmächtigtenkonferenz für die Bodenseefischerei: Die Fischerei im Bodensee-Obersee im Jahre 2009."
- IGKB (1963). "Zustand und neuere Entwicklung des Bodensees." *Ber. Int. Gewässerschutzkomm. Bodensee* **1**: 1-36.
- IGKB (1979). "Die langjährige Entwicklung des Phytoplanktons im Bodensee (1965-1975), Teil 2 Obersee." *Ber. Int. Gewässerschutzkomm. Bodensee* **23**: 1-86.
- IGKB (1989). "Die langjährige Entwicklung des Phytoplanktons im Bodensee (1961 bis 1986)." *Ber. Int. Gewässerschutzkomm. Bodensee* **39**: 1-178.
- IGKB (1998). "Langjährige Entwicklung chemischer Parameter im Bodensee-Obersee." *Ber. Int. Gewässerschutzkomm. Bodensee* **48**: 1-143.
- IGKB (2007). "Zur limnologischen Entwicklung des Bodensee-Untersees von 1969-2005." *Ber. Int. Gewässerschutzkomm. Bodensee* **57**: 1-17.
- IPCC (2007). *The Physical Science Basis. Summary for Policymakers*. Geneva, Intergovernmental Panel on Climate Change
- Jeppesen, E., J. Peder Jensen, M. SØndergaard, T. Lauridsen und F. Landkildehus (2000). "Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient." *Freshwater Biology* **45**(2): 201-218.
- Jeppesen, E., M. SØndergaard, J. Jensen, K. Havens, O. Anneville, L. Carvalho, . . . M. Winder (2005). "Lake responses to reduced nutrient loading: an analysis of contemporary long-term data from 35 case studies." *Freshwater Biology* **50**(10): 1747-1771.
- Jochimsen, M. C., R. Kümmerlin und D. Straile (2013). "Compensatory dynamics and the stability of phytoplankton biomass during four decades of eutrophication and oligotrophication." *Ecology Letters* **16**(1): 81-89.
- Kerimoglu, O., D. Straile und F. Peeters (2013). "Seasonal, inter-annual and long term variation in top-down versus bottom-up regulation of primary production." *Oikos* **122**(2): 223-234.

- Kiefer, F. (1972). *Naturkunde des Bodensees*, Thorbecke Verlag Sigmaringen.
- Kilham, S. und P. Kilham (1984). The importance of resource supply rates in determining phytoplankton structure. In Meyers, D. G. und J. R. Strickler. *Trophic interactions within aquatic ecosystems*: 7-28.
- Klug, J., J. Fischer, A. Ives und B. Dennis (2000). "Compensatory Dynamics in Planktonic Community Responses to pH Perturbations." *Ecology* **81**(2): 387-398.
- Krebs, C. J. (1993). *Ecology: the Experimental Analysis of Distribution and Abundance*, Harper Collins, New York.
- Kümmerlin, R. (1991). "Longterm development of phytoplankton in Lake Constance." *Verhandlungen der internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* **24**: 826-830.
- Kümmerlin, R. (1998). "Taxonomical response of the phytoplankton community of Upper Lake Constance (Bodensee-Obersee) to eutrophication and re-oligotrophication." *Advances in Limnology* **53**: 109-117.
- Lampert, W. und U. Sommer (1999). *Limnoökologie* Thieme, Stuttgart.
- Legendre, P. und L. Legendre (1998). *Numerical Ecology*, Elsevier, Amsterdam.
- Lehn, H. (1960). "Biologische Voraussetzungen für die Bodenseewasserversorgung in der Versuchsfiltration Sipplingen." *Beiträge zur naturkundlichen Forschung in Südwestdeutschland* **19**: 17-55.
- Lehn, H. (1962). "Zur Sichttiefen-Minderung im Bodensee seit 1920." *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* **47**: 523-532.
- Litchman, E. und C. Klausmeier (2008). "Trait-Based Community Ecology of Phytoplankton." *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **39**(1) 615-639.
- Litchman, E., C. Klausmeier, O. Schofield und P. Falkowski (2007). "The role of functional traits and trade-offs in structuring phytoplankton communities: scaling from cellular to ecosystem level." *Ecology Letters* **10**(12): 1170-1181.
- Litchman, E., C. A. Klausmeier und P. Bossard (2004). "Phytoplankton nutrient competition under dynamic light regimes." *Limnol. Oceanogr.* **49**(4): 1457-1462.
- Loreau, M. und C. de Mazancourt (2008). "Species synchrony and its drivers: neutral and nonneutral community dynamics in fluctuating environments." *The American Naturalist* **172**(2): E48-E66.
- Lund, J. (1949). "Studies on *Asterionella*. I. The origin and nature of the cells producing seasonal maxima." *Journal of Ecology* **37**: 389-419.
- Magurran, A., S. Baillie, S. Buckland, J. Dick, D. Elston, M. Scott, . . . A. Watt (2010). "Long-term datasets in biodiversity research and monitoring: assessing change in ecological communities through time." *Trends in Ecology & Evolution* **25**(10): 574-582.
- Magurran, A. E. (1988). *Ecological Diversity and Its Measurement*, Princeton University Press.
- McCauley, E., J. A. Downing und S. Watson (1989). "Sigmoid Relationships between Nutrients and Chlorophyll among Lakes." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **46**(7): 1171-1175.
- Mühlenberg, M. (1989). *Freilandökologie*, Ulmer, Stuttgart.
- NCAR NAO Index Data provided by the Climate Analysis Section, NCAR, Boulder, USA, Hurrell (1995). Updated regularly.
- Oksanen, J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, . . . H. Wagner. (2011).

- vegan: Community Ecology Package R package version 1.17-9.
- Padisak, J. (2004). Phytoplankton. The lakes handbook. P. E. O'Sullivan and C. S. Reynolds: 251-308.
- Paerl, H. und J. Huisman (2008). "Blooms Like It Hot." *Science* **320**(5872): 57-58.
- Peeters, F., D. Straile, A. Lorke und D. Livingstone (2007). "Earlier onset of the spring phytoplankton bloom in lakes of the temperate zone in a warmer climate." *Global Change Biology* **13**(9): 1898-1909.
- PHöchstMengV Phosphathöchstmengenverordnung vom 4. Juni 1980, BGBl. I S. 664.
- Pomati, F., B. Matthews, J. Jokela, A. Schildknecht und B. Ibelings (2012). "Effects of re-oligotrophication and climate warming on plankton richness and community stability in a deep mesotrophic lake." *Oikos* **121**:1317-1327.
- Ptacnik, R., L. Lepistö, E. Willén, P. Brettum, T. Andersen, S. Rekolainen, . . . L. Carvalho (2008). "Quantitative responses of lake phytoplankton to eutrophication in Northern Europe." *Aquatic Ecology* **42**(2): 227-236.
- R Core Team (2011). R: A language and environment for statistical computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Redfield, A. C. (1934). On the proportions of organic derivations in sea water and their relation to the composition of plankton (ed. R.J. Daniel). University Press of Liverpool, pp. 177-192, 1934. James Johnstone Memorial Volume. R. J. Daniel, University Press of Liverpool: 177-192.
- Reynolds, C., V. Huszar, C. Kruk, L. Naselli-Flores und S. Melo (2002). "Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton." *J. Plankton Res.* **24**(5): 417-428.
- Reynolds, C., S. Maberly, J. Parker und M. De Ville (2012). "Forty years of monitoring water quality in Grasmere (English Lake District): separating the effects of enrichment by treated sewage and hydraulic flushing on phytoplankton ecology." *Freshwater Biology* **57**: 384-399.
- Reynolds, C. S. (1984). *The Ecology of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge, Cambridge University Press.
- Reynolds, C. S. (1984). "Phytoplankton periodicity: the interactions of form, function and environmental variability." *Freshwater Biology* **14**(2): 111-142.
- Reynolds, C. S. (2006). *The ecology of phytoplankton*, Cambridge University Press
- Rodionov, S. (2004). "A sequential algorithm for testing climate regime shifts." *Geophysical Research Letters* **31**(9): L09204.
- Rodionov, S. und J. Overland (2005). "Application of a sequential regime shift detection method to the Bering Sea ecosystem." *ICES Journal of Marine Science* **62**(3): 328-332.
- Rott, E. (1981). "Some results from phytoplankton counting intercalibrations." *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie* **43**(1): 34-62.
- Rühland, K., A. M. Paterson und J. P. Smol (2008). "Hemispheric-scale patterns of climate-related shifts in planktonic diatoms from North American and European lakes." *Global Change Biology* **14**: 2740-2754.
- Salmaso, N. (2000). "Factors affecting the seasonality and distribution of cyanobacteria and chlorophytes: a case study from the large lakes south of the Alps, with special reference to Lake Garda." *Hydrobiologia* **438**(1): 43-63.

- Salmaso, N. (2010). "Long-term phytoplankton community changes in a deep subalpine lake: responses to nutrient availability and climatic fluctuations." *Freshwater Biology* **55**(4): 825.
- Salmaso, N., G. Morabito, L. Garibaldi und R. Mosello (2007). "Trophic development of the deep lakes south of the Alps: a comparative analysis." *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie* **170**(3): 177–196.
- Sandgren, C. D. (1988). *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton*. Cambridge ; New York, Cambridge University Press.
- SAS (2007). *SAS/STAT User Guide* Cary, N.C., SAS Institute.
- Sas, H. (1989). *Lake restoration by reduction of nutrient loading. Expectation, experiences, extrapolation*. St. Augustin, Academia Verlag Richardz GmbH.
- Scheffer, M. und S. Carpenter (2003). "Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation." *Trends in Ecology & Evolution* **18**(12): 648-656.
- Scheffer, M., S. Carpenter, C. Foley und B. Walker (2001). "Catastrophic shifts in ecosystems." *Nature* **413**: 591–596.
- Scheffer, M., S. Rinaldi, J. Huisman und F. J. Weissing (2003). "Why plankton communities have no equilibrium: solutions to the paradox." *Hydrobiologia* **491**: 9-18.
- Schindler, D. W. (1971). "Carbon, nitrogen and the eutrophication of freshwater lakes." *Journal of Phycology* **7**(4): 321-329.
- Schindler, D. W. (1977). "The evolution of phosphorus limitation in lakes." *Science* **195**: 260-262.
- Schluter, D. (1984). "A Variance Test for Detecting Species Associations, with Some Example Applications." *Ecology* **65**(3): 998-1005.
- Schmidt, W. (1928). "Über die Temperatur- und Stabilitätsverhältnisse von Seen." *Geografiska Annaler* **10**: 145-177.
- Schreiner, A. (1979). "Zur Entstehung des Bodenseebeckens." *Quaternary Science Journal* **29**: 71-76.
- Schröter, C. und O. Kirchner (1896). "Die Vegetation des Bodensees." *Schriften der Ver. für die Geschichte des Bodensees* **25**: 1-122.
- Seebens, H., U. Einsle und D. Straile (2009). "Copepod life cycle adaptations and success in response to phytoplankton spring bloom phenology." *Global Change Biology* **15**(6): 1394-1404.
- Shannon, C. E. und W. Weaver (1949). *The Mathematical Theory of Communication*, Univ. Illinois Press, Chicago.
- Smayda, T. J. (1980). *Phytoplankton species succession. The physiological ecology of phytoplankton. I*. Morris, Blackwell, Oxford.
- Sommer, U. (1983). "Nutrient competition between phytoplankton species in multispecies chemostat experiments." *Arch. Hydrobiol.* **96**: 399-416.
- Sommer, U. (1984). "Population dynamics of three planktonic diatoms in Lake Constance." *Holarctic Ecology* **7**: 257–261.
- Sommer, U. (1986). "The periodicity of phytoplankton in Lake Constance (Bodensee) in comparison to other deep lakes of central Europe." *Hydrobiologia* **138**(1): 1-7.
- Sommer, U., Z. M. Gliwicz, W. Lampert und A. Duncan (1986). "The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters." *Arch. Hydrobiol.* **106**: 433-471.

- Sommer, U. (1987). "Factors controlling the seasonal variation in phytoplankton species composition - A case study for a deep, nutrient rich lake." *Progress in Phycological Research* **5**: 123–179.
- Sommer, U., Gaedke, U., and A. Schweizer (1993). "The first decade of oligotrophication of lake Constance. II. The response of phytoplankton taxonomic composition." *Oecologia* **93**: 276–284.
- Stabel, H. H. (1991). "Irregular biomass response in recovering prealpine lakes." *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **24**: 810-815.
- Stich, H. B. und A. Brinker (2010). "Oligotrophication outweighs effects of global warming in a large, deep, stratified lake ecosystem." *Global Change Biology* **16**: 877–888.
- Sterner, R. (1986). "Herbivores' Direct and Indirect Effects on Algal Populations." *Science* **231**(4738): 605-607.
- Sterner, R. W. (1989). "The role of grazers in phytoplankton succession." In: U. Sommer (Ed.), *Plankton ecology: succession in plankton communities* (pp. 109–172). Berlin: Springer.
- Stomp, M., J. Huisman, F. de Jongh, A. J. Veraart, D. Gerla, M. Rijkeboer, . . . L. J. Stal (2004). "Adaptive divergence in pigment composition promotes phytoplankton diversity." *Nature* **432**: 104-107.
- Straile, D. (2000). "Meteorological forcing of plankton dynamics in a large and deep continental European lake." *Oecologia* **122**(1): 44-50.
- Straile, D. und R. Adrian (2000). "The North Atlantic Oscillation and plankton dynamics in two European lakes – two variations on a general theme." *Global Change Biology* **6**: 663–670.
- Straile, D., O. Kerimoglu, F. Peeters, M. C. Jochimsen, R. Kümmerlin, K Rinke, und K. O. Rothhaupt (2010). "Effects of a half a millennium winter on a deep lake - a shape of things to come?" *Global Change Biology* **16**(10): 2844–2856.
- Straile, D., M. Jochimsen und R. Kümmerlin (2013). "The use of long-term monitoring data for studies of planktonic diversity: a cautionary tale from two Swiss lakes." *Freshw Biol* **58**(6): 1292-1301.
- Straile, D., K. Jöhnk und H. Rossknecht (2003). "Complex effects of winter warming on the physico-chemical characteristics of a deep lake." *Limnology and Oceanography* **48**(4): 1432-1438.
- Strickland, J. D. H. und T. R. Parsons (1968). "A practical handbook of seawater analysis." Fisheries Research Board of Canada. *Bulletin* **167**: 1-310.
- Sverdrup, H. V. (1953). "On conditions for the vernal bloom of phytoplankton." *J Cons Int. Explor Mer.* **18**: 287-295.
- Tadonlécé, R. (2010). "Evidence of warming effects on phytoplankton productivity rates and their dependence on eutrophication status." *Limnology and Oceanography* **55**(3): 973–982.
- Thackeray, S. J., I. D. Jones und S. C. Maberly (2008). "Long-term change in the phenology of spring phytoplankton: species-specific responses to nutrient enrichment and climatic change." *Journal of Ecology* **96**: 523–535.
- Tilman, D. (1977). "Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach." *Ecology* **58**: 338-348.
- Tilman, D., S. S. Kilham und P. Kilham (1982). "Phytoplankton Community Ecology: The Role of Limiting Nutrients." *Annual Review of Ecology and Systematics* **13**: 349-372.
- Tilzer, M. und B. Beese (1988). "The seasonal productivity cycle of phytoplankton and controlling factors in Lake Constance." *Swiss journal of hydrology* **50**(1): 1-39.

- Tilzer, M., U. Gaedke, A. Schweizer, B. Beese und T. Wieser (1991). "Interannual variability of phytoplankton productivity and related parameters in Lake Constance: no response to decreased phosphorus loading?" *J. Plankton Res.* **13**(4): 755-777.
- Utermöhl, H. (1958). "Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik." *Mitteilungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* **9**: 1-38.
- Vasseur, D., U. Gaedke und K. McCann (2005). "A seasonal alternation of coherent and compensatory dynamics occurs in phytoplankton." *Oikos* **110**(3): 507-514.
- Vollenweider, R. A. und J. J. Kerekes (1982). *Eutrophication of waters. Monitoring, assessment and control. Final report. OECD Cooperative programme on monitoring of inland waters (Eutrophication control)*. Paris, Environment Directorate, OECD.
- Watson, S., E. McCauley und J. Downing (1992). "Sigmoid relationships between phosphorus algal biomass and algal community structure." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **49**(12): 2605-2610.
- Watson, S., E. McCauley und J. Downing (1997). "Patterns in Phytoplankton Taxonomic Composition Across Temperate Lakes of Differing Nutrient Status." *Limnology and Oceanography* **42**(3): 487-495.
- Wiltshire, K. H., A. M. Malzahn, K. Wirtz, W. Greve, J. Janisch, P. Mangelsdorf, B. F. J. Manly, B. F. J. und M. Boersma (2008). "Resilience of North Sea phytoplankton spring bloom dynamics: An analysis of long-term data at Helgoland Roads." *Limnology and Oceanography* **53**: 1294–1302.
- Winder, M. und D. E. Schindler (2004). "Climate change uncouples trophic interactions in an aquatic ecosystem." *Ecology* **85**(8): 2100–2106.
- Wood, S. (2006). "Generalized Additive Models: An Introduction with R." Boca Raton, FL, USA, Chapman & Hall / CRC.
- Yoccoz, N. G., J. D. Nichols und T. Boulinier (2001). "Monitoring of biological diversity in space and time." *Trends in Ecology & Evolution* **16**: 446-453.

Anhang

Dominierende Algenarten historischer Phytoplanktonuntersuchungen im Bodensee-Obersee und ihr Vorkommen bei verschiedenen ökologischen Verhältnissen

Die Liste zeigt die in der älteren Literatur beschriebenen Hauptarten in verschiedenen Dekaden vor Beginn der IGKB-Untersuchungen. Zu beachten ist, dass die Untersuchungen vor 1965 nur qualitativ bzw. halb-quantitativ sind. Die damaligen Bestimmungen von kleineren *Cyclotella*-Arten können auf Grund der optischen Ausstattung und des Bearbeitungsstands in der Literatur nicht vollständig mit heutigen Bestimmungen verglichen werden. Weiterhin konnten viele kleine Arten nicht beobachtet werden. Dies lag daran, dass die damalige optische Ausstattung nicht so hoch auflöste wie modernere Geräte, andererseits wurden diese Formen durch die Anreicherungsverfahren zerstört. Die wichtigsten Beispiele sind *Erkenia subaequiciliata*, *Chrysochromulina parva* sowie das gesamte Picoplankton wie *Chlorella*, *Synechococcus*, *Synechocystis*, *Aphanothece*, und *Aphanocapsa*-Arten. Es kann davon ausgegangen werden, dass diese Arten immer im Phytoplankton des Bodensees vorhanden waren.

Frühjahr Sommer Herbst Präferenz

1896	Frühe <i>Cyclotella</i> -Phase				
	<i>Cyclotella radiosa</i>		x		eurýök
	<i>Cyclotella melosiroides</i>		x		?
	<i>Cyclotella stelligera</i>		x		?
	<i>Asterionella formosa</i>	x			eurýök
	<i>Fragilaria crotonensis</i>	x	x	x	eurýök
	<i>Fragilaria ulna</i> var. <i>acus angust.</i>				eurýök

1926	Mittlere <i>Cyclotella</i> -Phase				
	<i>Cyclotella bodanica</i>		X		oligotroph
	<i>Cyclotella radiosa</i>		x		eurýök
	<i>Cyclotella melosiroides</i>		x		?
	<i>Cyclotella socialis</i>		x		?
	<i>Asterionella formosa</i>	x			eurýök
	<i>Fragilaria crotonensis</i>	x	x	x	eurýök
	<i>Fragilaria ulna</i> var. <i>acus angust.</i>	X			eurýök

1935	Späte <i>Cyclotella</i> -Phase				

	<i>Cyclotella bodanica</i>		X	x	oligotroph
	<i>Cyclotella catenata</i>		x		?
	<i>Cyclotella glomerata</i>		x		?
	<i>Cyclotella melosiroides</i>		x		?
	<i>Asterionella formosa</i>	x			euryök
	<i>Fragilaria crotonensis</i>	x			euryök
	<i>Fragilaria ulna</i> var. <i>acus</i>	X			euryök
	<i>Rhodomonas</i> spp.	X			euryök

1950	Übergangs-Phase				
	<i>Cyclotella catenata</i>		x		?
	<i>Cyclotella glomerata</i>		x		?
	<i>Cyclotella melosiroides</i>		x		?
	<i>Asterionella formosa</i>	x			euryök
	<i>Fragilaria crotonensis</i>	x			euryök
	<i>Tabellaria fenestrata</i>		X		mesotroph
	<i>Fragilaria ulna</i> var. <i>acus</i>	X			euryök
	<i>Rhodomonas</i> spp.	X			euryök

1965	Frühe Eutrophierungs-Phase				
	<i>Stephanodiscus hantzschii</i> /parvus	X	x		eutroph
	<i>Stephanodiscus neoastraea</i>	x			euryök
	<i>Asterionella formosa</i>		x		euryök
	<i>Fragilaria crotonensis</i>		x		euryök
	<i>Ceratium hirundinella</i>		X		euryök
	<i>Mougeotia thylespora</i>		X	X	eutroph
	<i>Cryptomonas</i> spp.		X	X	euryök
	<i>Rhodomonas</i> spp.	X			euryök

Verzeichnis der verwendeten Bestimmungsliteratur

- BOURRELLY, P. (1970): Les algues d'eau douce. Tome III: Les algues bleues et rouges.- Edition Boubeé, Paris: 1-512.
- BOURRELLY, P. (1972): Les algues d'eau douce. Tome I: Les algues vertes.- Edition Boubeé, Paris: 1-572.
- BOURRELLY, P. (1981): Les algues d'eau douce. Tome II: Les algues jaunes et brunes.- Edition Boubeé, Paris: 1-517.
- CLEVE-EULER, A. (1951): Die Diatomeen von Schweden und Finnland, Teil 1- Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar 2(1): 1-163.
- CLEVE-EULER, A. (1952): Die Diatomeen von Schweden und Finnland, Teil 5- Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar 3(3): 1-153.
- CLEVE-EULER, A. (1953a): Die Diatomeen von Schweden und Finnland, Teil 2- Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar 4 (1): 1-158.
- CLEVE-EULER, A. (1953b): Die Diatomeen von Schweden und Finnland, Teil 3- Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar 4(5): 1-255.
- CLEVE-EULER, A. (1955): Die Diatomeen von Schweden und Finnland, Teil 4- Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar 5(4): 1-232.
- ETTL, H. (1978): Xanthophyceae, 1.Teil.- In: Süßwasserflora von Mitteleuropa (ed. Ettl, GERLOFF & HEYNIG), Band 3, Fischer Verlag, Stuttgart.
- ETTL, H. (1983): Chlorophyta I (Phytomonadina).- In: Süßwasserflora von Mitteleuropa (ed. Ettl, GERLOFF, HEYNIG & MOLLENHAUER), Band 9, Fischer Verlag, Stuttgart.
- ETTL, H. & GÄRTNER, G. (1988): Chlorophyta II (Tetrasporales, Chlorococcales, Gloeodendrales).- In: Süßwasserflora von Mitteleuropa (ed. Ettl, GERLOFF, HEYNIG & MOLLENHAUER), Band 10, Fischer Verlag, Stuttgart.
- FÖRSTER, K. (1982): Das Phytoplankton des Süßwassers. 8.Teil, 1.Hälfte (Conjugatophyceae: Zygnematales und Desmidiales).- In: Die Binnengewässer 16 (ed. ELSTER & OHLE), Schweizerbart Verlag, Stuttgart.
- FOTT, B. (1972): Das Phytoplankton des Süßwassers. 6.Teil (Chlorophyceen, Ordnung Tetrasporales).- In: Die Binnengewässer 16 (ed. ELSTER & OHLE), Schweizerbart Verlag, Stuttgart.
- GEITLER, L. & PASCHER, A. (1925): Cyanophyceae.- In: Die Süßwasserflora Mitteleuropas (ed. PASCHER), Heft 12, Fischer Verlag, Jena.
- HAKANSSON, H. (1986): A taxonomic reappraisal of some *Stephanodiscus* species (Bacillariophyceae).- Br. Phycol. J. 21: 25-37.
- HAKANSSON, H. & HICKEL, B. (1986): The morphology and taxonomy of the diatom *Stephanodiscus neoastrea* sp. nov.- Br. Phycol. J. 21: 39-43.
- HEERING, W. (1914): Chlorophyceae III – Ulotrichales, Microsporales, Oedogoniales.- In: Die Süßwasserflora Mitteleuropas (ed. PASCHER), Heft 6, Fischer Verlag, Jena.
- HUBER-PESTALOZZI, G. (1938): Das Phytoplankton des Süßwassers. 1.Teil (Blualgen, Bakterien, Pilze).- In: Die Binnengewässer 16 (ed. THIENEMANN), Schweizerbart Verlag, Stuttgart.
- HUBER-PESTALOZZI, G. (1941): Das Phytoplankton des Süßwassers. 2.Teil, 1.Hälfte (Chrysophyceen, Farblose Flagellaten, Heterokonten).- In: Die Binnengewässer 16 (ed. THIENEMANN), Schweizerbart Verlag, Stuttgart.

- HUBER-PESTALOZZI, G. (1942): Das Phytoplankton des Süßwassers. 2. Teil, 2. Hälfte (Diatomeen).- In: Die Binnengewässer 16 (ed. THIENEMANN), Schweizerbart Verlag, Stuttgart.
- HUBER-PESTALOZZI, G. (1950): Das Phytoplankton des Süßwassers. 3. Teil (Cryptophyceen, Chloromonadinen, Peridineen).- In: Die Binnengewässer 16 (ed. THIENEMANN), Schweizerbart Verlag, Stuttgart.
- HUBER-PESTALOZZI, G. (1955): Das Phytoplankton des Süßwassers. 4. Teil (Euglenophyceen).- In: Die Binnengewässer 16 (ed. THIENEMANN), Schweizerbart Verlag, Stuttgart.
- HUBER-PESTALOZZI, G. (1961): Das Phytoplankton des Süßwassers. 5. Teil (Chlorophyceen, Ordnung Volvocales).- In: Die Binnengewässer 16 (ed. THIENEMANN), Schweizerbart Verlag, Stuttgart.
- HUSTEDT, F. (1930): Bacillariophyta.- In: Die Süßwasserflora Mitteleuropas (ed. PASCHER), Heft 10, Fischer Verlag, Jena.
- KADLUBOWSKA, J. (1984): Chlorophyta VIII (Zygnemales).- In: Süßwasserflora von Mitteleuropa (ed. Ettl, Gärtnner, Heynig & Mollehnauer), Band 19/1, Fischer Verlag, Stuttgart.
- KLEE, R. & SCHMIDT, R. (1987): Eutrophication of Mondsee as indicated by the diatom stratigraphy of a sediment core.- *Diatom Research* 2: 55-76.
- KOMAREK, J. & ANAGNOSTIDIS, K. (1989): Modern approach to the classification system of Cyanophytes 4 – Nostocales.- *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 82: 247-345 (*Algological Studies* 56).
- KOMAREK, J. & ANAGNOSTIDIS, K. (1999): Cyanoprokariota, 1. Teil: Chroococcales. - In: Süßwasserflora von Mitteleuropa (ed. Ettl, Gärtnner, Heynig & Mollehnauer), Band 19/1, Fischer Verlag, Stuttgart.
- KOMAREK, J. & ANAGNOSTIDIS, K. (2005): Cyanoprokaryota, 2. Teil: Oscillatoriales. - In: Süßwasserflora von Mitteleuropa (ed. Büdel, Krienitz, Gärtnner & Schagerl), Band 19/2, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- KOMAREK, J. & FOTT, B. (1983): Das Phytoplankton des Süßwassers. 7. Teil, 1. Hälfte (Chlorophyceae, Ordnung Chlorococcales).- In: Die Binnengewässer 16 (ed. Elster & Ohle), Schweizerbart Verlag, Stuttgart.
- KRAMMER, K. & LANGE-BERTALOT, H. (1986): Bacillariophyceae, 1. Teil: Naviculaceae - In: Süßwasserflora von Mitteleuropa (ed. Ettl, Gerloff, Heynig & Mollehnauer), Band 2/1, Fischer Verlag, Stuttgart.
- KRAMMER, K. & LANGE-BERTALOT, H. (1988): Bacillariophyceae, 2. Teil: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. - In: Süßwasserflora von Mitteleuropa (ed. Ettl, Gerloff, Heynig & Mollehnauer), Band 2/2, Fischer Verlag, Stuttgart.
- KRAMMER, K. & LANGE-BERTALOT, H. (1991a): Bacillariophyceae, 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. - In: Süßwasserflora von Mitteleuropa (ed. Ettl, Gerloff, Heynig & Mollehnauer), Band 2/3, Fischer Verlag, Stuttgart.
- KRAMMER, K. & LANGE-BERTALOT, H. (1991b): Bacillariophyceae, 4. Teil: Achnanthaceae, Kritische Ergänzungen zu Navicula und Gomphonema. - In: Süßwasserflora von Mitteleuropa (ed. Ettl, Gärtnner, Gerloff, Heynig & Mollehnauer), Band 2/4, Fischer Verlag, Stuttgart.
- KRAMMER, K. & LANGE-BERTALOT, H. (2000): Bacillariophyceae, Part 5: English and French translation of the keys - In: Süßwasserflora von Mitteleuropa (ed. Büdel, Gärtnner, Krienitz & Lokhorst), Band 2/5, Spektrum Verlag, Heidelberg.

POPOWSKY, J. & PFIESTER, L. (1990): Dinophyceae (Dinoflagellida) .- In: Süßwasserflora von Mitteleuropa (ed. Ettl, Gerloff, Heynig & Mollenhauer), Band 6, Fischer Verlag, Stuttgart.

RUZICKA, J. (1977): Die Desmidiaceen Mitteleuropas.- Schweizerbart Verlag, Stuttgart; Band 1, 1.Lieferung: 1-292.

RUZICKA, J. (1981): Die Desmidiaceen Mitteleuropas.- Schweizerbart Verlag, Stuttgart; Band 1, 2. Lieferung: 293-736.

SKUJA, H. (1948): Taxonomie des Phytoplanktons einiger Seen in Uppland, Schweden.- Symb. Bot. Upsaliensis 9: 1-399.

SKUJA, H. (1956): Taxonomische und biologische Studien über das Phytoplankton schwedischer Binnengewässer.- Nova Acta Reg. Soc. Upsaliensis, ser. IV, 16: 1-404.

SKUJA, H. (1965): Grundzüge der Algenflora und Algenvegetation der Fjeldgegenden um Abisko in Schwedisch-Lappland.- Nova Acta Reg. Soc. Upsaliensis, ser. IV, 18: 1-465.

STARMACH, K. (1985): Chrysophyceae und Haptophyceae.- In: Süßwasserflora von Mittel

UTERMÖHL, H. (1958): Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik.- Mitt. d. Internat. Vereinig. f. Limnologie 9: 1-38.

Aggregierte Artenliste

Im Folgenden ist die für die Zwecke der statistischen Auswertung der Bodensee-Phytoplanktonzeitreihe korrigierte Version der Artenliste aufgeführt. Nach systematischen Algengruppen bzw. -ordnungen strukturiert, enthält sie Artnamen und Zellvolumina. Die Korrekturen umfassen u.a. die Zusammenführung zu verschiedenen Zeitpunkten synonym bezeichneter Arten, angepasste Zellvolumina etc. Aus diesen Gründen unterscheidet sich die hier verwendete Artenzusammensetzung von der im Bericht 39 aufgeführten Artenliste, deren Angaben bezüglich Artumbenennungen als Grundlage für die hier dargestellte korrigierte Artenliste dienen.

1. Sichere Arten über den gesamten Zeitraum 1965 – 2007 (Hauptarten ohne mitgezählte seltenere Arten)

Cyanophyta

Microcystis aeruginosa
Limnothrix obliqueacuminata (Syn.
Oscillatoria o.)
Aphanizomenon flos-aquae
Anabaena planctonica
Anabaena lemmermannii

Chrysophyta

Pseudopedinella erkensis
Mallomonas acaroides
Dinobryon sociale var. stipitatum
Dinobryon sociale
Dinobryon sertularia
Dinobryon divergens
Dinobryon bavaricum

Centrales

Stephanodiscus neoastraea
Stephanodiscus binderanus
Aulacoseira granulata var.
angustissima
Aulacoseira granulata

Pennales

Tabellaria fenestrata
Fragilaria crotonensis
Fragilaria acus (Syn. Synedra acus)
Diatoma vulgare
Diatoma tenuis (Syn. Diatoma
elongatum)

Asterionella formosa

Dinophyceae

Peridinium cinctum
Gymnodinium lantschii
Gymnodinium helveticum
Ceratum hirundinella

Cryptophyceae

Rhodomonas lens

Chlorophyta

Ulothrix subconstricta
Tetraedron minimum
Sphaerocystis schroeteri
Pseudosphaerocystis lacustris
Phacotus lendneri
Pediastrum duplex
Pediastrum boryanum
Pandorina morum
Oocystis marsonii
Elakatothrix gelatinosa
Coelastrum microporum
Chlamydomonas reinhardtii

Conjugatophyceae

Mougeotia thylespora
Cosmarium depressum var.
planctonicum
Closterium acutum var. variabile

2. Sichere Arten über den gesamten Zeitraum 1965 – 2007 (Seltenerer Nebenarten, aber ohne mitgezählte andere Arten)

Cyanophyta

Pseudanabaena catenata
Planktolyngbya limnetica (Syn.
Lyngbya limneticus)
Gomphosphaeria naegeliana (Syn.
Woronichinia naegeliana)
Coelosphaerium kuetzingianum
Chroococcus limneticus
Anabaena spiroides

Chrysophyta

Salpingoeca spec.
Pseudokephyrion entzii
Kephyrion ovum
Bicosoeca spec.

Centrales

Rhizosolenia longiseta
Cyclotella comta (Syn. C. radiosa)

Pennales

Nitzschia acicularis
Navicula reinhardtii
Fragilaria capucina
Nitzschia intermedia (Syn. N.
actinastroides)

Cryptophyta

Katablepharis ovalis

Chlorophyta

Treubaria triappendiculata
Schroederia setigera
Pediastrum tetras
Micractinium pusillum
Lagerheimia spec.
Koliella longiseta
Kirchneriella spec.
Gonium pectorale
Eudorina elegans
Crucigenia tetrapedia
Carteria cordiformis (Syn. Tetraselmis c.)
Ankyra judayi
Actinastrum hanzschii
Chlamydocapsa planctonica
Coelastrum reticulatum
Tetrastrum spec.
Tetraselmis cordiformis
Nephrocytium spec.
Monoraphidium contortum, M. minutum,
M. griffithii, M. circinale, M. arcuatum

Conjugatophyceae

Closterium aciculare

3. Arten ab April 1984 ohne frühere Zuweisungsmöglichkeit

Cyanophyta

Synechocystis aquatilis
Synechococcus cedrorum
Aphanocapsa elachista
Aphanocapsa delicatissima
Oscillatoria trichoides

Chrysophyta

Ochromonas spec., O. ornata, O.
globosa, O. sphaerella

Centrales

Stephanodiscus alpinus

Pennales

Fragilaria ulna var. angustissima (nicht rekonstruierbar; die Unterart ist gut bestimmbar, so dass sie beobachtet worden wäre, wenn sie im Plankton vorhanden gewesen wäre)
Fragilaria tenera (nicht rekonstruierbar; die Art ist schwer von F. acus abzugrenzen und im Mikroskop nicht für alle Zähler sicher anzusprechen)
Achnanthes catenata (vermutlich Oligotrophierungsanzeiger, frühere Zuweisung nicht rekonstruierbar)

Chlorophyta

Chlorella vulgaris, C. ellipsoidea und
C. minutissima
Chlorococcum spec.

Volvocales mittel
Eutetramorus fottii
Diverse Chlorococcales groß
Diverse Chlorococcales klein

4. Arten ab April 1984 mit früherer Zuweisungsmöglichkeit**Cyanophyta**

Aphanothece clathrata (bis März 1984
Aphanothece spec.)
Synechococcus cedrorum (bis März
1984 Aphanothece spec.)

als C. ovata)
Cryptomonas reflexa (bis März 1984
als C. ovata)
Cryptomonas erosa (bis März 1984 als
C. ovata)
Cryptomonas caudata (bis März 1984
als C. ovata)
Cryptomonas rostrata (bis März 1984
als C. ovata)

Chrysophyta

Chrysochromulina parva (bis März
1984 zu Erkenia s.)

Cryptophyta

Rhodomonas minuta (bis 1984 als R.
lacustris)
Rhodomonas minuta var.
nannoplanctica (bis 1984 als R.
lacustris)
Cryptomonas rostratiformis (bis März
1984 als C. ovata)
Cryptomonas marsonii (bis März 1984

Chlorophyta

Dictyosphaerium pulchellum (bis März
1984 als D. spec.)

Conjugatophyceae

Staurostrum pingue, S. paradoxum, S.
messikommeri, S. gracile und S.
cingulum (bis März 1984 als S. spec.
gezählt)

5. Arten oder Gruppen bis März 1984, die mit einem Zählerwechsel enden. Teilweise gibt es noch einige spätere Bestimmungen, die als „Lernphase“ einzuordnen sind. Falls die Weiterführung in andere Arten rekonstruierbar ist, ist dies angegeben.**Cyanophyta**

Phormidium spec.
Diverse Hormogonales mittelgroß
Aphanothece spec. (ab April 1984 in
Arten aufgegliedert)

Dinophyta

Glenodinium spec.

Centrales

Aulacoseira isl. var. helvetica (vermutlich
Eutrophierungsanzeiger, ansonsten
Verschwinden nicht mehr rekonstruier-
bar)

Cryptophyta

Rhodomonas lacustris (als R. minuta
und R. minuta var. nannoplanctica wei-
tergeführt)

Pennales

Pennales mittel (nicht mehr re-
konstruierbar)
Fragilaria spec. (momentan nicht re-
konstruierbar)

Chlorophyta

Volvocales klein
Scenedesmus spec.
Dictyosphaerium spec.
Ankistrodesmus falcatus (möglicher-
weise Fehlbestimmung, nicht mehr re-
konstruierbar)
Characium spec.

Conjugatophyceae
 Staurastrum spec. (ab April 1984 in Arten aufgegliedert)

Diverse Zygnematales
 Closterium spec.

6. Revisionsgruppe, die durch eine wichtige Artenrevision notwendig wurde

Centrales
 Stephanodiscus parvus (vor Erstzählung zusammen mit S. hantzschii gezählt; die Art wurde von S. hantzschii abgespalten und neu definiert)
 Stephanodiscus hantzschii (bis 1994

zusammen mit S. parvus gezählt; Gruppe nicht mehr aufzutrennen, da vor dieser Zeit beide Arten gemeinsam vorkamen. Erst Zählungen ab 1994 können sicher als S. hantzschii angesprochen werden)

7. Arten über den gesamten Zeitraum mit mitgezählten Arten

Chrysophyta
 Erkenia subaequiciliata (bis März 1984 mit Chrysochromulina parva)

Cryptophyta
 Cryptomonas ovata (bis März 1984 mit allen C.-Arten)

8. Sonstige Arten ohne Zuweisungsmöglichkeit (seltene oder neu aufgetretene Arten)

Cyanophyta
 Pleurocapsa minor (nicht mehr rekonstruierbar)
 Oscillatoria spec. (Sammelgruppe)
 Oscillatoria acuminata (seltene Art)
 Microcystis incerta (vermutlich neu oder unter anderer Art gezählt)
 Merismopedia tenuissima (seltene Art)
 Merismopedia spec. (Sammelgruppe)
 Marsoniella spec. (nicht mehr rekonstruierbar)
 Oscillatoria tenuis (seltene Art)
 Cyanothece major (seltene Art)
 Chroococcus spec. (Sammelart)

Chrysophyta
 Uroglena spec. (vermutlich Oligotrophierungsanzeiger, da von 1965-1973 und ab 2000 gezählt)
 Synura uvella
 Stylochrysalis libera
 Stelexomonas dichotoma
 Spumella spec.

Monosiga ovata
 Monochrysis parva
 Dinobryon spec. (Sammelgruppe)
 Desmarella spec.
 Codosiga spec.
 Chrysolykos planctonicus (vermutlich Oligotrophierungsanzeiger)
 Chrysoflagellaten mittel
 Chrysoflagellaten klein (vermutlich Überlagerungsgruppe von Sammelgruppe mit einer Gruppe, die mit der Dienstzeit Frau Muffler März 1984 endet)
 Chrysococcus spec.
 Chrysococcus rufescens
 Chrysamoeba spec.
 Chromulina spec.
 Chromulina crassa
 Bitrichia chodati

Centrales
 Stephanodiscus minutulus (nicht mehr rekonstruierbar, möglicherweise mit S.

alpinus verwechselt)
 Stephanodiscus alpinus
 Melosira varians
 Cyclotella pseudostelligera, C. ocellata,
 C. cyclopuncta, C. bodanica
 (Oligotrophierungsanzeiger)
 Cyclotella meneghiniana, C. glomerata,
 C. comensis
 Aulacoseira italica
 Acanthoceras zachariasii

Pennales

Pennales klein
 Nitzschia spec.
 Nitzschia palea, N. dissipata
 Navicula spec.
 Gomphonema spec.
 Fragilaria danica, F. cyclopus
 Eunotia spec.
 Cymbella prostrate, C. Helvetica
 Amphora ovalis

Dinophyta

Peridinium willei, P. umbonatum, P.
 lomnickii var. wierzejskii, P. aciculife-
 rum
 Peridinium spec.
 Gymnodinium uberrimum (möglich-
 erweise Oligotrophierungsanzeiger)
 Gymnodinium cnecoides
 Diverse Dinophyceae mittel (Sammel-
 gruppe)
 Ceratium-Cysten

Amphidinium luteum

Cryptophyta

Cyathomonas truncata
 Cryptaulax vulgaris

Chlorophyta

Volvox spec. (in fixiertem Zustand
 schwer zu erkennen)
 Tetrachlorella alternans
 Schroederia spec.
 Scenedesmus ecornis, S. armatus
 Pyramimonas spec.
 Pteromonas spec.
 Planktosphaeria gelatinosa
 Planktonema lauterbornii
 Monoraphidium spec.
 Dictyosphaerium pulchellum
 Crucigenia rectangularis
 Choricystis komarekii
 Chlorogonium spec.
 Chlamydomonas tremulans, C.
 globosa, C. minutissima
 Ankyra lanceolata (taucht ab 1997 auf)
 Pediastrum spec.
 Korshikoviella spec.
 Didymocystis spec.
 Coelastrum spec.

Conjugatophyceae

Spondylosium spec.
 Mougeotia viridis
 Closterium pronum

9. Sonstige Gruppen ohne Zuwei- sungsmöglichkeit (häufig gezählt, je- doch schwer oder nicht re- konstruierbar)

Chlorophyta

Diverse Chlorococcales mittel

Glossar

Die Erläuterungen der Fachbegriffe sind zum Teil nach LAWA (1985, 1989) und DIN 4049 (1989), Teil 2 (Hydrologie, Begriffe der Gewässerbeschaffenheit) zusammengestellt und ergänzt.

abiotische Faktoren: Faktoren, die der unbelebten Natur entstammen, z.B. Wind, Temperatur, Sonnenstrahlung.

Abundanz: Häufigkeit und Anzahl der Individuen des Auftretens einer Art.

aerob: Das Vorhandensein von molekularem Sauerstoff bezeichnend.

allochthon: extern an einem Standort eingebrachte Organismen oder Material

anaerob: Das Fehlen von molekularem Sauerstoff bezeichnend, z.B. im Faulschlamm.

anthropogen: Durch menschliche Aktivitäten verursacht, vom Menschen stammend.

Assimilation: Aufbau von körpereigenen Substanzen aus Nährstoffen.

Ausreißer: Meßwert, der so stark von den anderen Datenpunkten, bzw. vom Mittel abweicht, dass zu vermuten ist, dass hier eine Ungenauigkeit bei der Datenaufnahme vorliegt und ein nicht zum Datensatz passender Wert aufgenommen wurde

autochthon: natürlicherweise an einem Standort vorkommende Organismen oder Material

autotroph: Die Ernährungsweise derjenigen pflanzlichen Organismen bezeichnend, die ausschließlich aus anorganischen Stoffen Körpersubstanz mit Hilfe von Fremdenergie durch Photosynthese oder Chemosynthese selbst erzeugen.

Bathymetrie: Vermessung der topographischen Gestalt des Gewässerbodens und der Ufer zur Erstellung des Tiefenprofils

Benthal: Lebensraum im Bereich des Gewässergrundes, bei tiefen Gewässern in Litoral und Profundal unterteilt.

Benthon (= Benthos): Lebensgemeinschaft des Benthals.

Biodiversität: Beschreibungsmaß für die Vielfalt organismischen Lebens, ausgedrückt durch Artenzahlen oder Indizes, die die Artenhäufigkeit mit einbeziehen.

biogen: Durch lebende Organismen verursacht und entstanden.

Biomasse: Gesamtheit der zu einem Zeitpunkt in einem Gewässer unter einer Flächeneinheit oder in einer Volumeneinheit vorhandenen Organismen, angegeben als Frisch- oder Trockengewicht.

biotische Faktoren: Faktoren, die der belebten Natur entstammen, z.B. Konkurrenz um Nährstoffe, Fraßdruck.

Biotop: Lebensraum einer Biozönose.

Biozönose: Gesamtheit der Lebensgemeinschaft verschiedener Pflanzen und Tiere in ihrem entsprechenden Lebensraum, dem Biotop.

carrying capacity: Tragfähigkeit eines Ökosystems

Chemosynthese: Aufbau von Kohlenstoffhydraten aus Kohlenstoffdioxid bei autotrophen Organismen mit Hilfe der aus chemischen Umsetzungen stammenden Energie. Zur Chemosynthese sind einige Bakterien trotz des Fehlens von Farbstoffen befähigt.

Coenobium (oder Zönobium): Agglomeration mehrerer oder vieler Zellen zu einem Zellverband. Die Anzahl der Zellen des Coenobiums ist definiert und oft ein Vielfaches von 2, also 4, 8, 16, 32 usw.; aus einzelnen Zellen kann sich wieder ein neues Coenobium bilden, es handelt sich also nicht um einen Organismus.

Destruent: ("Abbauer, Mineralisierer"); Organismus, der tote organische Substanz (gelöst oder ungelöst) aufnimmt, teils für den Aufbau körpereigener Substanz verwertet und teils zu den anorganischen Endprodukten (CO₂, Wasser u.a.) verarbeitet; die meisten Bakterien und Pilze sind Destruenten.

Diatomeen: Kieselalgen, silikatabhängige Algen

dimiktisch: Siehe Zirkulation.

Epilimnion: Wasserschicht stehender Gewässer oberhalb des Metalimnions.

euphotisch: Die von photosynthetisch wirksamem Licht durchdrungene Schicht bezeichnend.

euryök: Eigenschaft, die die Existenz in einem weiten Bereich von Umweltbedingungen möglich macht.

eutroph: Nährstoffreich und hoch produktiv; vgl. Trophiegrad.

Eutrophierung: Prozess zunehmender Nährstoffanreicherung und entsprechend steigender Trophie in einem Gewässer; natürlicherweise in Seen im Laufe von Jahrtausenden ablaufend, anthropogen stark beschleunigt.

Eveness: Grad der Gleichverteilung gezählter Individuen auf die identifizierten Taxa. Zwischen 0 (alle Individuen gehören zu einer Art) und 1 (alle Individuen verteilen sich zu gleichen Teilen auf die identifizierten Arten).

funktionelle Gruppen: Organismen mit einer gemeinsamen Eigenschaft, z.B. begeißelte Formen, die nicht oder nur entfernt verwandten systematischen Gruppen entstammen.

herbivor: (= phytophag); Bezeichnung für Tiere, die sich von lebender Pflanzensubstanz ernähren.

heterotroph: Die Ernährungsweise von Organismen bezeichnend, die vorwiegend zum Aufbau der Körpersubstanz und zur Deckung des Energiebedarfs auf organische Stoffe angewiesen sind. vgl. autotroph.

holomiktisch: Wasserschicht tiefer stehender Gewässer unterhalb des Metalimnions.

inverse Schichtung: siehe Stagnation.

Kolonie: Agglomeration mehrerer oder vieler Zellen zu einem Zellverband. Die Anzahl der Zellen der Kolonie ist im Gegensatz zum **Coenobium** nicht definiert. Aus einzelnen Zellen kann sich wieder eine neue Kolonie bilden.

Konsumenten: Heterotrophe Organismen, die andere Organismen oder Teile davon als Nahrung aufnehmen; alle Tiere sind Konsumenten.

meromiktisch: Niemals vollständig bis zum Gewässergrund zirkulierend; siehe Zirkulation, Monimolimnion.

mesotroph: Mäßig produktiv; siehe Trophiegrad.

Metalimnion: Auch Temperaturschicht genannt; Wasserschicht in einem stehenden Gewässer zwischen Epilimnion und Hypolimnion mit großem Temperaturgradienten in vertikaler Richtung.

Mineralisierung: Abbau organischer Stoffe, vorwiegend durch Mikroorganismen zu anorganischen Produkten (anstelle des Wortes "Mineralisierung" wird im deutschsprachigen Raum oft das Wort "Remineralisierung" verwendet).

Minimumfaktor: Der den Ertrag begrenzende Wachstumsfaktor; die Produktion an pflanzlicher Biomasse wird z.B. durch das Angebot an Nährstoffen und Licht begrenzt (Nährstofflimitierung, Lichtlimitierung).

Mischungsverhalten: Siehe dimiktisch, holomiktisch, meromiktisch, monomiktisch, polymiktisch.

monomiktisch: Einmal jährlich vollständig zirkulierend; siehe Zirkulation.

Nährstofflimitierung: Siehe Minimumfaktor.

Nahrungskette: Modellvorstellung über die Beziehung von Organismen verschiedener trophischer Ebenen, wobei eine heterotrophe Art zugleich als Konsument und als Nahrungsgrundlage anderer Arten auftritt. Eine einfache Nahrungskette ist z.B. Alge – Wasserfloh – Fisch.

Nahrungsnetz: Modellvorstellung über mehrdimensional verknüpfte Nahrungsketten.

Nanoplankton: Planktonorganismen, die kleiner als 20 µm und größer als 2 µm sind. Siehe auch Netzplankton, Picoplankton.

NAO: Nordatlantische Oszillation, großräumiges atmosphärisches Zirkulationsmuster, beruht auf Druckunterschieden zwischen Island und Azoren und äußert sich im gemeinsamen Auftreten milder Winter in Europa und gleichzeitigem harten Winter auf Island und umgekehrt. Ausdrucksform als NAO-Index (Hurrell 1995; Hurrell *et al.* 2001)

Netzplankton: Planktonorganismen, die größer als 20 µm sind. Man kann das Netzplankton noch in den Größenbereich des Mikroplanktons von 20 µm bis 200 µm und des Makroplanktons unterscheiden, das größer als 200 µm ist. Siehe auch Nanoplankton, Picoplankton.

Ökosystem: Funktionelle Einheit aus Biozönose und Biotop, gekennzeichnet durch stoffliche, energetische und informatorische Wechselbeziehungen zwischen den Organismen untereinander und mit ihrer Umwelt.

oligomiktisch: Siehe Zirkulation.

oligotroph: Nährstoffarm und daher gering produktiv; siehe Trophiegrad.

Pelagial: Lebensraum des Freiwasserbereichs stehender Gewässer.

Phagozytose: Aufnahme von Nahrung direkt durch die Zellwand bei Einzellern.

Photosynthese: Aufbau von Kohlenstoffhydraten aus Kohlendioxid bei autotrophen chlorophyllhaltigen Pflanzen mit Hilfe des Lichts.

Phytoplankton: Pflanzliches Plankton, überwiegend bestehend aus mikroskopisch kleinen Algen.

Picoplankton: Planktonorganismen, die kleiner als 2 µm und größer als 0,2 µm sind. Siehe auch Nanoplankton, Netzplankton.

Plankton: Die im Pelagial schwebenden Pflanzen (Phytoplankton), Tiere (Zooplankton) und Bakterien (Bakterioplankton) mit fehlender oder nur geringer Eigenbewegung.

polymiktisch: Häufig während eines Jahres zirkulierend; siehe Zirkulation.

polytroph: (= hypertroph); übermäßig nährstoffreich und daher sehr hoch produktiv; siehe Trophiegrad.

Primärproduktion: Erzeugung von organischer Substanz durch autotrophe Organismen. Die weitaus wichtigsten Primärproduzenten sind die grünen Pflanzen, die mit Hilfe des Chlorophylls die Lichtenergie ausnutzen; vergleiche Photosynthese.

produktionsbegrenzender Faktor: Siehe Minimumfaktor.

Produzenten. Autotrophe Organismen.

Redfield Verhältnis: Das Redfield-Verhältnis (engl. *Redfield ratio*) beschreibt die Anteile der atomaren Zusammensetzung vom maritimen Phytoplankton der Elemente Phosphor, Stickstoff und Kohlenstoff als 1:16:106 (Redfield, 1963)

Remobilisierung: Freisetzung von zuvor im Gewässer immobilisierten Stoffen.

Resilienz: Bezeichnet die Fähigkeit eines Ökosystems zur Toleranz gegenüber (Umwelt) Störungen und zur Aufrechterhaltung (Stabilität) grundlegender Ökosystemfunktionen, wie der Produktivität (zb. Primärproduktion von Biomasse).

Restaurierung: Maßnahmen, die im Gewässer selbst durchgeführt werden, um die ursprüngliche, vom Menschen nicht oder nur unwesentlich beeinflusste Wasserbeschaffenheit wiederherzustellen.

Sanierung: Maßnahmen im Einzugsgebiet eines Gewässers zur Verminderung des Eintrags von Schad und Pflanzennährstoffen; z.B. Ringleitungen, Kläranlagen mit Phosphorfällung; vgl. Restaurierung.

Sekundärproduktion: Erzeugung von organischer Substanz durch heterotrophe Organismen; vgl. Primärproduktion.

spec.: Unbestimmte Art einer bestimmten Gattung.

Sprungschicht: Siehe Metalimnion.

spp.: Gruppe von mehreren Arten.

Stagnation: Zustand stabiler Schichtung bei stehenden Gewässern. Während der Sommerstagnation lassen sich bei einem tiefen holomiktischen See drei Wasserkörper unterscheiden: Epilimnion, Metalimnion und Hypolimnion. Nur das Epilimnion wird umgewälzt. Im Winter unter Eis findet keine Umwälzung statt und es stellt sich eine "inverse Schichtung" ein (das Oberflächenwasser ist kälter als das Tiefenwasser).

stenök: Eigenschaft, die die Existenz nur in einem engen Bereich von Umweltbedingungen möglich macht.

Stickstofffixierung: Aufnahme von molekularem Stickstoff durch bestimmte Organismen, z.B. Cyanobakterien (Blualgen) zum Aufbau körpereigener Substanz.

systematische Gruppen: Organismen, die einer gemeinsamen systematischen Einheit angehören, z.B. Blualgen.

Trajektorie: Bewegungspfad eines Objektes. Hier z. B. Verlauf des Bewegungspfades eines gemeinschaftsökologischen Indexes in zeitlicher oder auf-/absteigender Ordnung der unabhängigen Variable

Trophie: Intensität der Primärproduktion.

Trophiegrad: Zustandsbereich im Trophiesystem. Unterschieden werden **oligotroph** (nährstoffarm und gering produktiv), **mesotroph** (mäßig nährstoffreich und mäßig produktiv), **eut-**

roph (nährstoffreich und hoch produktiv), **polytroph** (sehr nährstoffreich und sehr hoch produktiv), teilweise noch **hypertroph** (übermäßig nährstoffreich und übermäßig produktiv).

Trophiesystem: Empirische Einteilung der Trophie entsprechend der Nährstoffversorgung und der Intensität der Primärproduktion.

trophogene Schicht: Durchlichteter Oberflächenbereich eines Gewässers. Im Gegensatz zur tropholytischen Schicht ist hier Pflanzenproduktion möglich.

tropholytische Schicht: Tiefenbereich eines Gewässers. Hier überwiegt wegen Lichtmangels der Abbau der in der trophogenen Schicht produzierten organischen Substanz.

Tychoplankton: rein zufällig ins Plankton verdriftete und dort erfasste Arten, die zum Beispiel dem Benthos oder Litoral entstammen

Ultraplankton: Planktonorganismen, die kleiner als 0,2 µm sind.

Vollzirkulation: Siehe Zirkulation.

Wasserblüte: Populäre Bezeichnung für starke Vegetationsfärbung bei massenhafter Entwicklung von Planktonalgen, meist mit dem Auftreiben oder so genannten Aufrahmen der Algen an die Wasseroberfläche verbunden.

Zirkulation: Großräumige Umwälzung des Wassers eines stehenden Gewässers. Perioden der Zirkulation und der Stagnation wechseln im Laufe des Jahres ab. Je nach Ausmaß der Umwälzung unterscheidet man Gewässer mit vollständiger Umwälzung (Vollzirkulation, holomiktisch) und mit partieller Umwälzung (meromiktisch). Nach der Häufigkeit der jährlichen Umwälzungen unterscheidet man Gewässer mit einmaliger Vollzirkulation (monomiktisch), zweimaliger Vollzirkulation (dimiktisch), vielmaliger Vollzirkulation (polymiktisch) und nur im Abstand von Jahren auftretender Vollzirkulation (oligomiktisch).

Zoobenthos: Tierisches Benthos; die mengenmäßig wichtigsten Organismen-Gruppen im Zoobenthos sind Würmer, Muscheln, Schnecken, Insektenlarven, Kleinkrebse.

Zooplankton: Tierisches Plankton; im Süßwasser vor allem einzellige Urtiere, Rädertiere und Kleinkrebse.