Planktothrix rubescens im Zürich- und Bodensee: Vergleich der Langzeitdaten

Forschungsprojekt für das Bundesamt für Umwelt BAFU, 3003 Bern
(Vertrags-Nr.: 16.0071.PJ / R143-0505)

Prof. Dr. Thomas Posch & MSc. Deborah Knapp
Limnologische Station, Institut für Pflanzen- und Mikrobiologie, Universität Zürich
Seestrasse 187, 8802 Kilchberg, Schweiz

Danksagung
Die Autoren bedanken sich vor allem bei Dr. Stephan Müller und Dr. Bänz Lundsgaard-Hansen (beide Bundesamt für Umwelt BAFU) für die stete Unterstützung bei der Erarbeitung dieser Studie. Zudem geht unser Dank an Dr. Harald Hetzenauer und Dr. Petra Teiber-Sießegger (beide Institut für Seenforschung Langenargen) für die Bereitstellung von Daten und die Möglichkeit, an Bodensee-Beprobungen teilzunehmen. Und ein grosser Dank geht an die Wasserversorgung Zürich (Dr. Oliver Köster und Dr. Michael Koss) für die Bereitstellung von Daten und den intensiven Erfahrungsaustausch.
Kilchberg, 31.10.2019

Adresse der Autoren:
Limnologische Station, Institut für Pflanzen- und Mikrobiologie
Universität Zürich
Seestrasse 187, 8802 Kilchberg, Schweiz
e-mail: posch@limnol.uzh.ch & deborah.knapp@uzh.ch
Telefon: +41 44 63 49224

Datenquellen für den Bodensee:
- BOWIS-Daten aus dem Bodensee-Wasserinformationssystem der Internationalen Gewässerschutz-kommission für den Bodensee (IGKB): Wassertemperatur, Sauerstoff, Gesamtphosphor, Orthophosphat, Partikulärer Phosphor, Nitrat, Ammonium, Silikat.
- Hochauflösende Profile für die Periode 2015-2018 wurden vom Institut für Seenforschung Langenargen (ISF) zur Verfügung gestellt: Temperatur, Sauerstoff, Licht.
- Deutscher Wetterdienst: Monatsmittel Lufttemperatur Bodensee (Station Konstanz).

Datenquellen für den Zürichsee:
- Wasserversorgung Zürich (WVZ): Wassertemperatur, Sauerstoff, Gesamtphosphor, Orthophosphat, Partikulärer Phosphor, Nitrat, Ammonium, Silikat, *Planktothrix rubescens* Biomasse.
- Limnologische Station der Universität Zürich: Wassertemperatur, Sauerstoff, Licht, *Planktothrix rubescens* Biomasse.
- Bundesamt für Meteorologie und Klimatologie MeteoSchweiz: Monatsmittel Lufttemperatur Zürichsee (Station Zürich/Fluntern).

1	
2	3
4	

Photos der Titelseite: 1) Zürichsee 2) Mikrophotographie *Planktothrix rubescens* 3) Oberflächensaum von *P. rubescens* im Zürichsee 4) Bodensee. © Photographien: Knapp Deborah, Daniel Marty & Posch Thomas.

Planktothrix rubescens im Zürich- und Bodensee: Vergleich der Langzeitdaten

Forschungsprojekt für das Bundesamt für Umwelt BAFU, 3003 Bern
(Vertrags-Nr.: 16.0071.PJ / R143-0505)

Prof. Dr. Thomas Posch & MSc. Deborah Knapp
Limnologische Station, Institut für Pflanzen- und Mikrobiologie, Universität Zürich
Seestrasse 187, 8802 Kilchberg, Schweiz

Kurzzusammenfassung **3**
1. Relevanz von *Planktothrix rubescens* in Seen **4**
1.1 *Planktothrix rubescens* – die 'Burgunderblutalge' 4
1.2 Wachstumsdynamik 5
1.3 Toxizität 7
1.4 Ökosystemare Relevanz 8
2. Fragestellungen des Forschungsprojektes **9**
3. Methodik **10**
3.1 Morphometrie der Seebecken des Zürich- und Bodensees 10
3.2 Ausgewertete Parameter und Angaben zu Datenquellen 11
4. Vergleich der Langzeitentwicklungen des Zürich- und Bodensees **13**
4.1 Reoligotrophierungs-Geschichte (Phosphor) 13
4.2 Sauerstoff 17
4.3 Nitrat-Stickstoff 19
5. Darstellung limnologischer Kenngrössen für die Periode 2015-2019 **21**
5.1 Vergleich der grossen Seebecken 21
5.2 Limnologie des Gnadensees 24
6. Folgen der Klimaerwärmung für den Zürich- und Bodensee **26**
6.1 Lufttemperatur am Beispiel Zürich/Fluntern 26
6.2 Erwärmung der Wasserkörper im Zürich- und Bodensee 27
6.3 Zusammenhang Seeerwärmung und saisonale Dynamik 30
6.4 Folgen von Teildurchmischungen für das Hypolimnion 33
6.5 Seeerwärmung und das Nahrungsnetz am Beispiel Zürichsee 34
7. Hochauflösende Messungen zu *Planktothrix rubescens* im Zürichsee ab 2010 **35**
7.1 Das Metalimnion als Habitat für *P. rubescens* 35
7.2 Zusammenhang Metalimnion und Lichtbedingungen 36
7.3 Dynamik des Metalimnions und von *P. rubescens* in den Jahren 2010-2019 38
8. Massenentwicklung von *Planktothrix rubescens* im Bodensee im Jahr 2016 **41**
8.1 Dynamik im Jahr 2016 41
8.2 Das Metalimnion im Bodensee als mögliches Habitat für *P. rubescens* 42
8.3 Erste genetische Untersuchungen 45
9. Gründe für und wider weiterer Massenentwicklungen – Schlussfolgerung **46**
10. Literatur **49**

Kurzzusammenfassung

Das **Cyanobakterium *Planktothrix rubescens*** besiedelt seit **über 100 Jahren den Zürichsee** und entwickelte sich innerhalb der letzten 5 Jahrzehnte zum dominanten Organismus im planktischen Nahrungsnetz. Aufgrund der Langzeit-Monitoring-Programme der Wasserversorgung Zürich (WVZ) und der Limnologischen Station Kilchberg (Universität Zürich, UZH) lässt sich das **Massenvorkommen** dieses Cyanobakteriums mittlerweile **recht schlüssig erklären**. Ins besonders können wir die limnologischen (chemischen, physikalischen und biologischen) Bedingungen definieren, bei welchen sich *P. rubescens* im Zürichsee etablieren konnte und derzeit wächst. Da ***P. rubescens* seit kurzem auch im Bodensee auftritt**, ist ein Vergleich der wichtigsten limnologischen Parameter beider Seen **ein erster Schritt um zu beurteilen**, ob sich das **Cyanobakterium im Bodensee** zu einem quantitativ **dominanten Element** der Nahrungskette **entwickeln könnte**.

- In diesem Forschungsprojekt vergleichen wir ausgewählte physikalische und chemische Parameter der beiden Seen hinsichtlich ihrer Geschichte und der aktuellen Entwicklungen. Ein besonderer Fokus wird auf die Periode 2015-2018 gerichtet, da *P. rubescens* im Jahr 2016 eine herbstliche Massenentwicklung zeigte.
- Wir beschreiben die vielfältigen Effekte der Seenerwärmung welche in beiden Seen bereits offensichtlich sind und setzen diese in Relation zu möglichen Entwicklungen von *P. rubescens*. Im Zürich- und Bodensee zeigen sich die Effekte der Klimaerwärmung besonders ausgeprägt in der Abnahme der Durchmischungstiefe und den daraus folgenden Konsequenzen für die räumliche Verteilung von Nährstoffen.
- *Planktothrix rubescens* ist in beiden Seen potentiell phosphorlimitiert, obwohl es sich um zwei unterschiedliche Seentypen handelt. Für den Zürichsee gibt es Hinweise, dass diese Limitierung während Teildurchmischungen aufgehoben werden kann. Im Bodensee hingegen scheint dies für *P. rubescens* aufgrund der geringeren Phosphorwerte und der Tiefe des Beckens nicht möglich zu sein.
- Seit dem Jahr 2010 erstellen wir im Zürichsee hochauflösende Messprofile (zweiwöchentlich, Oberfläche bis 120m Tiefe) zu *P. rubescens*-relevanten Parametern. Mit Hilfe dieses Datensatzes können wir die Bedeutung des Metalimnions (Sprungschicht) als Habitat für das Cyanobakterium genau definieren. Die exakte Position des metalimnetischen Populationsmaximums lässt sich anhand der optimalen Strahlungsintensitäten für *P. rubescens* gut erklären.
- Diese Muster werden mit der Struktur des Metalimnions im Bodensee verglichen. Es zeigt sich, dass die Tiefenausdehnung und saisonale Dynamik des Metalimnions im Bodensee theoretisch förderlich für *P. rubescens* wären.
- Als Erweiterung des ursprünglichen Forschungsplans, werden erste genetische Untersuchungen an *P. rubescens* Isolaten aus dem Bodensee präsentiert. Die Analyse der Gasvesikel-codierenden Gene zeigte auf, bis zu welcher Durchmischungstiefe die Cyanobakterien im Bodensee nicht geschädigt werden. Die Analyse der Microcystin-codierenden Gene erlaubt uns erste Aussagen bezüglich der Toxizität der «Bodensee-*Planktothrix*» zu treffen.

Ausgehend von den aufgeführten Resultaten stellen wir Gründe für und wider weiterer Massenentwicklungen von *Planktothrix rubescens* im Bodensee dar.

1. Relevanz von *Planktothrix rubescens* in Seen

1.1 *Planktothrix rubescens* – die 'Burgunderblutalge'

Der Trivialname

Fast in jedem Herbst sieht man an einigen Schweizer Seen (z.B., Hallwilersee, Murtensee, Zürichsee) einen rötlichen Film auf der Wasseroberfläche (Abb.1). Der Volksmund spricht von der Burgunderblutalge, die Wissenschaftler von *Planktothrix rubescens* und eigentlich ist es ein Cyanobakterium und keine Alge. Die Cyanobakterien bilden millimeterlange rote Fäden, die man schon mit freiem Auge in einer Wasserprobe sehen kann.

Der Trivialname geht auf das erste beschriebene Vorkommen (im Jahr 1825!) im Murtensee zurück. Jedoch muss man noch weiter zurück in der Geschichte: Die Schlacht bei Murten (1476) wurde zwischen Truppen der Eidgenossenschaft und des burgundischen Herzogs Karl des Kühnen im Rahmen der Burgunderkriege ausgetragen. Die Truppen der Eidgenossenschaft trieben viele Soldaten der Burgunder in den Murtensee. Die Schlacht war auch im 19ten Jahrhundert den Bewohner des Murtensees noch bekannt. Als plötzlich rötliche Oberflächenfilme (Massenvorkommen des Cyanobakteriums) zu sehen waren, glaubte man, das Blut der verstorbenen Burgunder kommt wieder an die Oberfläche.

Abbildung 1. Massenentwicklung des toxischen Cyanobakteriums *Planktothrix rubescens* im Zürichsee. Im Herbst, wenn es zu einer oberflächlichen Durchmischung des Wasserkörpers kommt, wird *P. rubescens* aus dem Metalimnion in die turbulente Zone des Epilimnions eingetragen und bildet dann kurzlebige, rote Oberflächensäume aus. Diese Ansammlungen werden häufig durch Winde an den Ufern auf-konzentriert. Photos: D. Knapp.

Planktothrix *im Zürichsee*

Planktothrix rubescens besiedelt seit über 100 Jahren den Zürichsee und entwickelte sich innerhalb der letzten 5 Jahrzehnte zum dominanten Organismus im planktischen Nahrungsnetz (Posch et al. 2012, Yankova et al. 2016 & 2017). Der erste schriftliche Nachweis geht auf einen Zeitungsartikel der NZZ zurück, in dem auf das Phänomen des Burgunderbluts hingewiesen wird. Im Zürichsee-Untersee tritt *P. rubescens* nachweislich seit dem Jahr 1897 auf. Massenentwicklungen gab es vor der stärksten Eutrophierungsphase. Eine massive Etablierung erfolgte seit den 1990er Jahren (Abb.2). Zu Zeiten der stärksten Eutrophierung (um 1970) war *P. rubescens* phasenweise kaum nachweisbar. Im Zürichsee-Obersee trat *P. rubescens* bis dato nie abundant auf, Einzelfunde wurden jedoch berichtet. Aufgrund der Langzeit-Monitoring-Programme der Wasserversorgung Zürich (WVZ, Gammeter et al. 1997, Schildknecht et al. 2013) und der Limnologischen Station Kilchberg (UZH) lässt sich das Massenvorkommen dieses Cyanobakteriums mittlerweile recht schlüssig erklären. Ins besonders können wir die limnologischen (chemischen, physikalischen und biologischen) Bedingungen definieren, bei welchen sich *P. rubescens* im Zürichsee etablieren konnte und derzeit wächst.

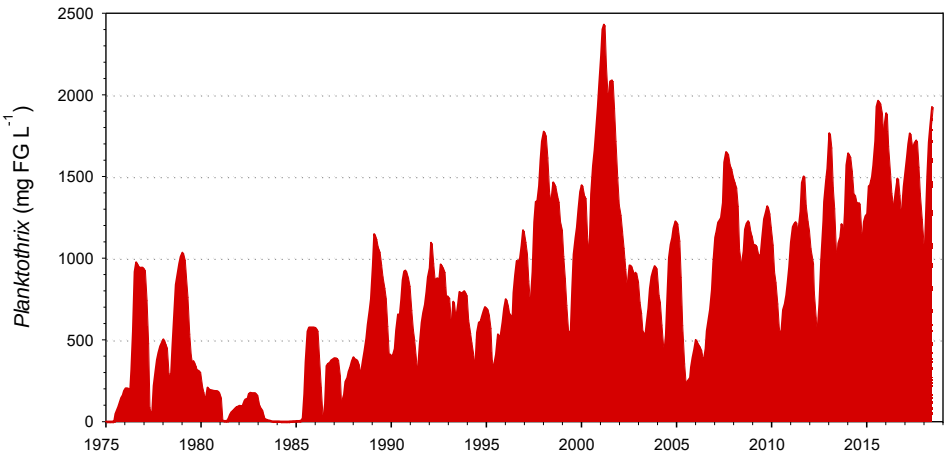

Abbildung 2. Entwicklung des toxischen Cyanobakterium *Planktothrix rubescens* im Zürichsee für den Zeitraum von 1976 bis Februar 2018 (monatliche Beprobung). Angegeben sind die gewichteten Mittelwerte der *P. rubescens* Biomasse (FG = Frischgewicht) für die Wassersäule von 0-20m. Probenstelle: Seemitte bei Thalwil.

1.2 Wachstumsdynamik

***Jahresdynamik von* P. rubescens**

Ob sich *Planktothrix rubescens* in einem See etablieren und beständige Dichten ausbilden kann, hängt von zahlreichen Faktoren ab (siehe Abb.3). Im Zürichsee spielen zunehmend klimabedingte Veränderungen des Sees eine Rolle (Posch et al. 2012, Yankova et al. 2016 & 2017). Basierend auf unserem Langzeitdatensatz können wir die jahreszeitliche Populationsdynamik recht genau beschreiben.

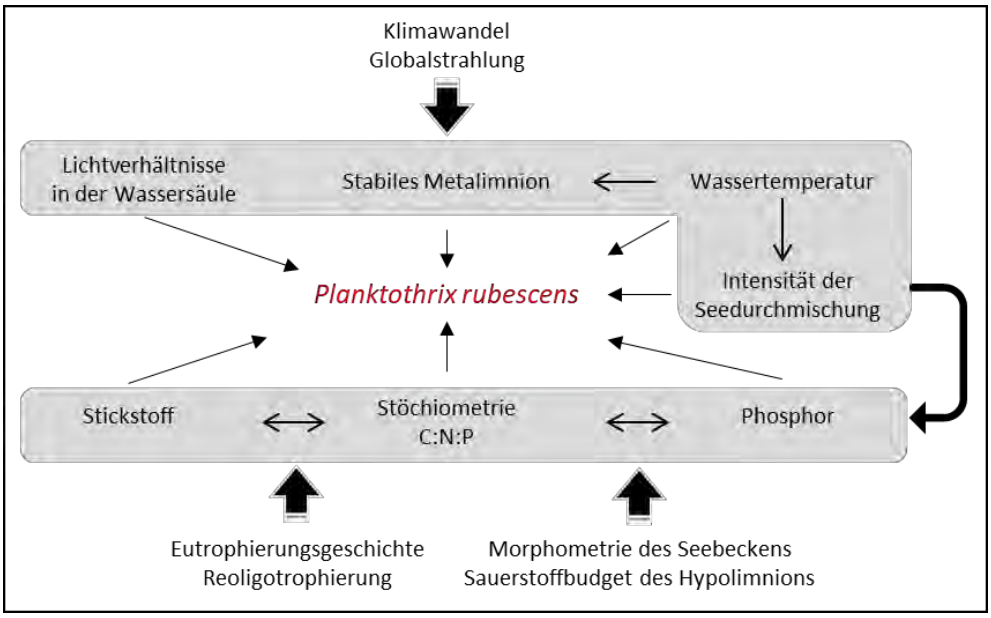

Abbildung 3. Bedeutende Faktoren für den Wachstumserfolg und die Etablierung von *Planktothrix rubescens* in einem grossen thermisch geschichteten See.

Holomixis und Populations-dynamik

Bei thermischer Schichtung (Sommer & Herbst) ist *P. rubescens* überwiegend in der Tiefenzone zw. 12-15m eingeschichtet, wobei die Schichtdicke meist nur 1m umfasst (Abb.4). Die Zellen von *P. rubescens* beinhalten Gasvesikel, wodurch das ‚Schweben' in dieser exakten Tiefe ermöglicht wird. Das Cyanobakterium ist Schwachlicht-adaptiert und findet in dieser Tiefe die passenden Lichtverhältnisse (6-10 µmol m^{-2} s^{-1}). Bei zunehmender oberflächlicher Durchmischung und Turbulenz im Spätherbst wird *P. rubescens* auch an die Oberfläche gedrückt und bildet teilweise massive rötliche Oberflächensäume (siehe Abb.1). Mit einer zunehmenden Durchmischungstiefe im Winter und Frühjahr wird *P. rubescens* in die Tiefe gedrückt, bei Holomixis (Volldurchmischung) bis 136m. Eine vollständige Mixis bewirkt grosse Verluste der Population, da die stärksten Gasvesikel bei hohem Druck (ab einer Tiefe von ca. 100m) zerstört werden und die Filamente somit nicht mehr an die Oberfläche gelangen können. Daher ist das Cyanobakterium nach einer Holomixis kaum nachweisbar im Frühsommer und der Aufbau einer neuen Population beginnt erst im Spätsommer (Abb.4).

Partielle Mixis und Populations-dynamik

Während der letzten 20 Jahre traten im Zürichsee immer häufiger unvollständige Durchmischungen auf. Dadurch wir *P. rubescens* oft nur in Tiefen von 60-80m gedrückt, wodurch die Population zu fast 100% überlebt (Abb.4). Schlechte ‚Durchmischungsjahre' führen daher zu grossen Mengen an *P. rubescens* bereits im Frühjahr und Frühsommer (Abb.4). Zudem tritt eine immer frühere thermische Schichtung im Zürichsee ein, wodurch sich sehr schnell ein Metalimnion ausbildet, welches besiedelt wird (Yankova et al. 2016).

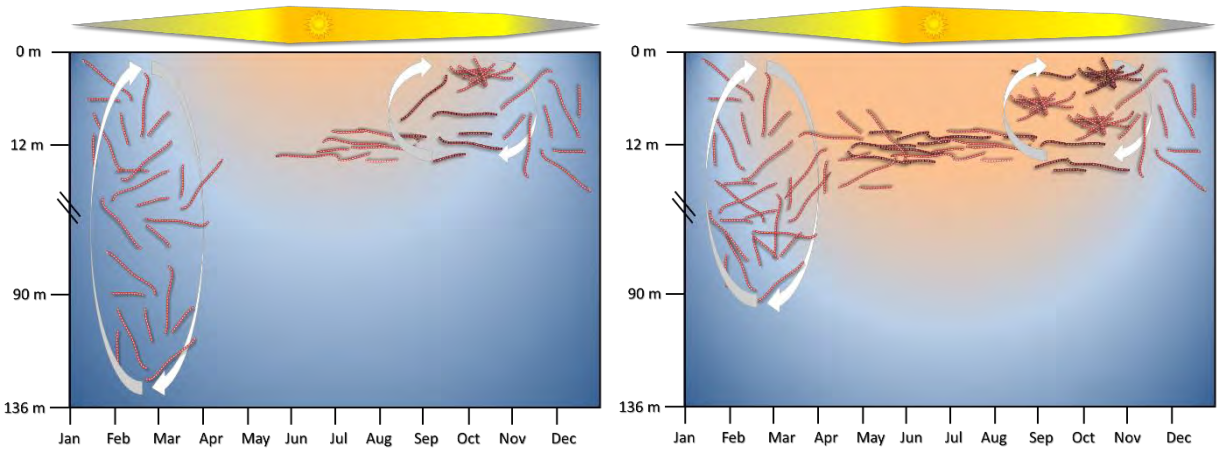

Abbildung 4. Schematische Darstellung der jährlichen Populationsdynamik von *Planktothrix rubescens* im Zürichsee in einem Jahr mit Holomixis (links) und einem Jahr mit unvollständiger Frühjahrsdurchmischung (rechts). Ein Grossteil der Population erreicht nach einer Holomixis nicht mehr das Epilimnion, weshalb in jenen Jahren die *Planktothrix*-Dichten im Frühsommer meist sehr gering sind.

1.3 Toxizität

Toxine der Cyanobakterien

Viele Cyanobakterien-Arten produzieren toxische Sekundärmetabolite, welche häufig zellintern gelagert und nicht ins Freiwasser abgegeben werden. Durch diese Substanzen werden Cyanobakterien für potentielle Konsumenten toxisch und haben einen gewissen Frass-Schutz. Die meisten Toxine wirken potentiell auf alle eukaryotischen Organismen, d.h. auf Einzeller, Tiere und auch auf den Menschen. Die bekanntesten toxischen Substanzen sind: Cyanopeptoline, Anabaenopeptine, Aeruginosine und Microcystine (Dittmann et al. 2013). Die Klasse der Microcystine wurde bis dato am besten untersucht und so überrascht es nicht, das bereits über 90 Strukturvarianten dieses Cyanopeptids beschrieben wurden (Welker & Von Döhren 2006, del Campo & Ouahid 2010, Qi et al. 2015).

Toxine von Planktothrix

Auch für *Planktothrix rubescens* wurde beschrieben, dass das Cyanobakterium mehrere Microcystin-Varianten produzieren kann (Blom et al. 2001). Zudem scheint das Cyanobakterium auch andere, oben erwähnte Toxine bilden zu können (Blom et al. 2003). Durch die Toxizität von *P. rubescens* wird das Cyanobakterium kaum als Nahrungsquelle von anderen Planktonorganismen genutzt (Kurmayer et al. 2016). Ausserdem stellen die Toxine besondere Herausforderungen für die Trinkwasser-gewinnung dar. Für eine detaillierte Auflistung der ‘gesundheitlichen Bedeutung von Cyanobakterientoxinen in Badegewässern’ verweisen wir auf das umfangreiche Kapitel 3 von Dr. Hermann Fromme im Materialienband Nr. 125 des Bayerischen Landesamtes für Umwelt (2006).

Folgen für die Nutzung des Seewassers

Hier verweisen wir nur kurz auf *Planktothrix*-relevante Aspekte für den Zürich- und Bodensee. Für die Bevölkerung an einem *Planktothrix*-belasteten See ergeben sich drei Expositionsmöglichkeiten bezüglich der Cyanobakterientoxine:

1) Kontakt über die Haut beim Schwimmen oder Wassersport.
2) Kontakt über das Einatmen von Aerosolen im Uferbereich und auf der Wasseroberfläche.
3) Direkte orale Aufnahme der Toxine über unbehandeltes Seewasser.

Nutzung als Badegewässer

Ad 1) Da *Planktothrix rubescens* während der warmen Monate ('Badesaison') zur Gänze im Metalimnion (d.h. mindestens 10m Wassertiefe oder tiefer) angesiedelt ist, ergibt sich diese Expositionsmöglichkeit für Badende wohl kaum. Die Situation ändert sich in den Herbstmonaten, wenn sich die thermische Schichtung auflöst und die metalimnetischen Wasserschichten mit dem Epilimnion vermischt werden. In dieser Jahreszeit können auch die roten Oberflächenfilme auf den Seen beobachtet werden. Es handelt sich dabei um Akkumulationen grosser *Planktothrix*-Mengen, die durch die turbulenten Wasserbewegungen an die Oberfläche gedrückt wurden. Solange die Filamente noch intakt sind, kommt es zu keiner Freisetzung der Toxine. Da *P. rubescens* jedoch bei hohen Lichtintensitäten schnell geschädigt wird, könnte es an einem sonnigen Herbsttag sehr schnell zu einem Massensterben und einer Freisetzung von Toxinen an der Seeoberfläche kommen. Das bedeutet, dass «kälteresistente» Schwimmer im Herbst direkt den Toxinen ausgesetzt wären. Soweit uns bekannt ist, gibt es jedoch hierzu noch keine veröffentlichten Studien. Ebenso sind uns keine Studien bekannt, inwieweit bei einem solchen Szenario Toxin-haltige Aerosole entstehen können.

Trinkwasser-gewinnung

Ad 3) Eine direkte Nutzung (d.h. ohne Reinigungsschritte) von *Planktothrix*-belastetem Seewasser als Trinkwasser ist nicht möglich. Selbst **mechanische Reinigungsstufen** einer Wasseraufbereitung **reichen nicht aus**, um die Toxine zu eliminieren. Ein mechanisches Aufbrechen der *Planktothrix*-Filamente verschlimmert die Situation sogar, da durch diesen Schritt die zellgebundenen Toxine erst freigesetzt werden. Die zuverlässigste Methode zur Zerstörung der Toxine ist nach wie vor die **Ozonierung des Rohwassers**. Durch den Einsatz von Ozon bei der Trinkwasseraufbereitung werden Microcystine innerhalb von Sekunden in ihren molekularen Strukturen aufgebrochen und zerstört (von Gunten 2003, Sovadinová et al. 2017). Dies bedeutet, dass alle Trinkwasserwerke, die Rohwasser aus einem *Planktothrix*-belasteten See gewinnen, mit Ozonierungsstufen ausgerüstet sein sollten.

Inwieweit eine direkte orale Aufnahme von Toxinen über Fische oder Fischprodukte aus einem *Planktothrix*-See möglich ist, lässt sich nach wie vor schwer beurteilen. Relevante und seriöse Literatur zu diesem Thema findet man kaum (Sotton et al. 2014). Da *P. rubescens* aufgrund ihrer Toxizität von fast allen planktischen Konsumenten gemieden wird, erscheint die Gefahr einer Akkumulation der Toxine über die Nahrungskette als eher gering.

1.4 Ökosystemare Relevanz

Dominanz im Ökosystem

Planktothrix rubescens hat das Potential in Bezug auf die Gesamtbiomasse zur dominantesten Art in einem Seeökosystem zu werden. Da das Cyanobakterium kaum natürliche Frassfeinde hat, muss *P. rubescens* als ‚sink' und nicht als ‚link' für das Nahrungsnetz und den Nährstoffpool angesehen werden. Dadurch tritt das Cyanobakterium mit anderen Primärproduzenten (klassische Algen) in starke Konkurrenz um verfügbare Nährstoffe. Im Zürichsee konnten wir drastische Reduktionen von zentrischen Kieselalgen, Chrysophyten und Cryptophyten während der Algen-Frühjahrsblüte beobachten (Yankova et al. 2017).

Klimawandel und P. rubescens

Alle grossen Seen im Alpenraum werden durch den Klimawandel derzeit massiv beeinflusst (Salmaso et al. 2018 und Zitate darin). Die zunehmende Erwärmung des Wasserkörpers bedingt strukturelle Veränderungen der physikalischen, chemischen und biologischen Parameter.

Durch die zunehmende Erwärmung des Zürichsees und die daraus verringerte Durchmischungstiefe überlebt *P. rubescens* mittlerweile auch die kalten Wintermonate und zeigt jährlich wiederkehrende Blüten trotz der markanten Nährstoffabnahme (Posch et al. 2012). Zudem scheinen sich die Nährstoffverhältnisse (Stöchiometrie) in einigen Seen derzeit so zu verschieben, dass ein potentielles Wachstum von *P. rubescens* gefördert wird. Vor allem der Überschuss an Nitrat ist hier von grosser Bedeutung (Yankova et al. 2017). *Planktothrix rubescens* wurde mittlerweile in zahlreichen grossen Seen des Alpenraums nachgewiesen (Ernst et al. 2009, D'Alelio et al. 2011, Dokulil &Teubner 2012, Kurmayer et al. 2015 & 2016).

2. Fragestellungen des Forschungsprojektes

Entscheidende Parameter

Durch unsere Arbeiten über *P. rubescens* am Zürichsee können wir einige limnologische Faktoren nennen, welche den Wachstumserfolg von *P. rubescens* fördern oder behindern.

Planktothrix *im Bodensee*

Durch das «plötzliche» Auftreten (seit ca. 2016) von *Planktothrix* im Bodensee stellt sich die Frage, ob vergleichbare limnologische Bedingungen das Wachstum dieses Cyanobakteriums fördern könnten. Einzelne Hinweise gibt es jedoch, dass *Planktothrix* in geringen Mengen schon vor 2016 im Bodensee auftrat, aber wohl oft unter der Nachweisgrenze lag. Für beide Seen gibt es ab dem Jahr 1976 hochauflösende (zeitlich und räumlich) Langzeitdatensätze zur Biologie, Chemie und Physik. Ein Vergleich der wichtigsten limnologischen Parameter beider Seen ist ein erster Schritt um zu beurteilen, ob sich *P. rubescens* auch im Bodensee zu einem quantitativ dominanten Element in der Nahrungskette entwickeln könnte.

Bearbeitete Fragestellungen

Folgende Themen wurden in diesem Bericht bearbeitet:

- Kurzbeschreibung und Vergleich der beiden Seen bezgl. morphometrischer Kenngrössen.
- Darstellung und Vergleich der limnologischen (chemisch / physikalisch) Bedingungen im Zürich- und Bodensee auf Grundlage der Langzeitdaten.
- Darstellung der klimabedingten Erwärmung des Zürich- und Bodensees und ersichtliche bzw. zukünftige Veränderungen der Seen.
- Darstellung der Dynamik von *P. rubescens* im Zürichsee (Langzeitdynamik) und hochauflösender Datensatz seit 2010.
- Auswirkungen von *P. rubescens* Massenentwicklungen auf das Ökosystem Zürichsee.
- Bedeutung des Metalimnions als Habitat für *P. rubescens*.
- Basierend auf der beschriebenen Dynamik im Zürichsee - Welche limnologischen Bedingungen sprechen für oder gegen eine Etablierung von *P. rubescens* im Bodensee.
- Die Massenentwicklung von *P. rubescens* im Bodensee im Jahr 2016.
- Erste genetische Untersuchungen zu *P. rubescens* Isolaten aus dem Bodensee bezüglich Gasvesikel-Typen und Toxizität.

3. Methodik

3.1 Morphometrie der Seebecken des Zürich- und Bodensees

Morphometrische Parameter & Kenngrössen

Für diesen Bericht wurden vor allem Daten der beiden grossen Seebecken miteinander verglichen, d.h. Zürichsee (Untersee) versus Bodensee (Obersee) – siehe Abbildung 5 und Tabelle 1. Dieser Vergleich soll v.a. zeigen, ob im Bodensee-Obersee limnologische Bedingungen auftreten können, die eine Etablierung von *P. rubescens* erlauben würden. Zudem wurden auch ausgewählte Daten vom Bodensee-Untersee ausgewertet, da einzelne Bereiche dieses Seebeckens rein von den morphometrischen Parametern her (Tabelle 2), ein potentielles Habitat für *P. rubescens* darstellen könnten.

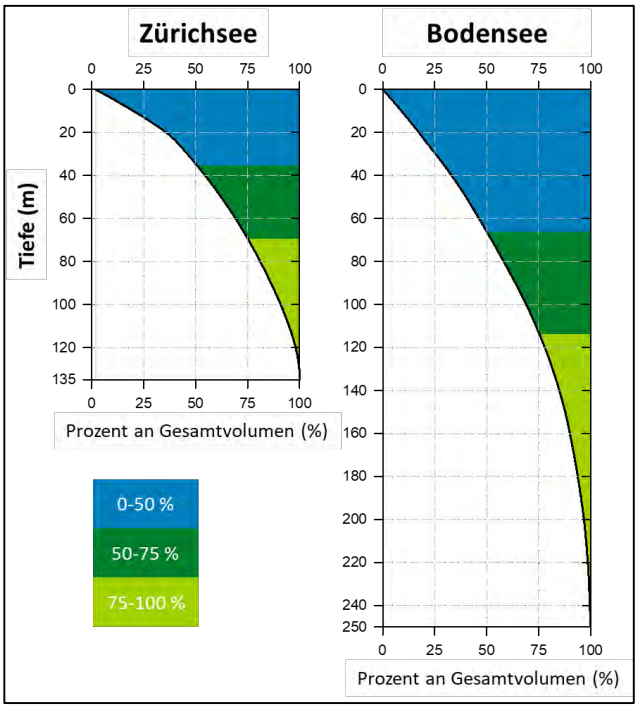

Abbildung 5. Relation zwischen Wassertiefe und Volumenentwicklung. Im Zürichsee befindet sich 50% des gesamten Seevolumens zwischen 0-35m Wassertiefe. Im Bodensee sind 50% des Seevolumens zwischen 0-65m Wassertiefe.

Tabelle 1. Vergleich relevanter morphometrischer und limnologischer Kenngrössen der beiden Seen (aus Gammeter et al. 1997, Schildknecht et al. 2013, Güde & Straile 2016).

	Zürichsee (ZS)		**Bodensee (BS)**	
	Untersee	**Obersee**	**Untersee**	**Obersee**
Oberfläche	66.6 km^2	21.7 km^2	63 km^2	473 km^2
Volumen	3.3 km^3	0.4 km^3	0.8 km^3	47.6 km^3
Maximale Wassertiefe (z_{max})	136 m	48 m	40 m	251 m
Mittlere Wassertiefe (z_m)	51 m	23 m	13 m	101 m
Uferlänge	87.6 km		87 km	186 km
Theoretische Wassererneuerung	~1.2 Jahre	~59 Tage	~wenige Wochen	~4.5 Jahre
Einzugsgebiet	1740 km^2	1565 km^2	---	11500 km^2
Wasserstand	reguliert		nicht reguliert	
Durchmischungstyp	Monomiktisch (Frühjahr)		Dimiktisch (Frühjahr & Herbst)	Monomiktisch (Frühjahr)
Langzeitdaten	Wasserversorgung Zürich (WVZ) & Limnologische Station		BOWIS-Daten der IGKB & ISF (Langenargen)	

Tabelle 2. Relevante morphometrische und limnologische Kenngrössen einiger Seebecken im Bodensee (aus Güde & Straile 2016, Bodensee Karte 1 –Teilseen und RheinmündungATKIS®-DLM250 Deutschland).

	Obersee (BS)		Untersee (BS)		
	Bregenzer Bucht (BR)	**Überlinger See (ÜS)**	**Gnadensee (GS, inkl. Markelfinger Winkel)**	**Zeller See (ZS)**	**Rheinsee (RS)**
Oberfläche	k.A.	59 km^2	13 km^2	11 km^2	36 km^2
Maximale Wassertiefe (z_{max})	60 m	147 m	20 m	24 m	47 m
Theoretische Wasserer-neuerung	k.A.	k.A.	~ im Bereich von Jahren	~ zwischen GN und RS	~ im Bereich von Tagen
Durchmischungstyp	Monomiktisch (Frühjahr)		Dimiktisch (Frühjahr & Herbst)		
Langzeitdaten	BOWIS-Daten der IGKB & ISF (Langenargen)				

k.A. = keine Angaben

3.2 Ausgewertete Parameter und Angaben zu Datenquellen

Standardtiefen versus *Messprofile*

Zur Charakterisierung der Reoligotrophierung und des aktuellen Gewässerzustandes reichen die vorliegenden Monatsdaten der Standard-Probentiefen aus (Tabellen 3-4). Für eine genaue Charakterisierung der saisonalen Dynamik von *P. rubescens* hat sich gezeigt, dass hochauflösende Messprofile mit *in situ* Sonden von grossem Vorteil sind (Tabelle 5). Messdaten in 1m Schritten (besser sogar in 0.25m Schritten) sind die Voraussetzung, um die vertikale Populationsstruktur von *P. rubescens* zu dokumentieren. Während stabiler thermischer Schichtungsphasen befindet sich das Maximum von *P. rubescens* im Metalimnion und das Populationsmaximum ist teilweise nur in einer 0.5-1m breiten Tiefenschicht ausgebildet.

Tabelle 3: Auflistung ausgewerteter Daten Zürichsee (ZS), monatliche Beprobungen.

Parameter	Einheit	Zeitraum	Tiefen	Probenstellen
Temperatur	°C	1975-2018	Standardtiefen	TH
Gesamtphosphor (TP)	µg L^{-1}	1975-2018	Standardtiefen	TH
Orthophosphat (PO_4-P)	µg L^{-1}	1975-2018	Standardtiefen	TH
Partikulärer Phosphor (PP)	µg L^{-1}	1975-2018	Standardtiefen	TH
Nitrat (NO_3-N)	µg L^{-1}	1975-2018	Standardtiefen	TH
Ammonium (NH_4-N)	µg L^{-1}	1975-2018	Standardtiefen	TH
Sauerstoff (O_2)	mg L^{-1}	1975-2018	Standardtiefen	TH
Silikat (SiO_2)	mg L^{-1}	1975-2018	Standardtiefen	TH
Planktothrix rubescens	µg FG L^{-1}	1976-2018	Standardtiefen, ab 2012	TH
Biomasse			Integralproben (0-20m)	

Standardtiefen der Probenstelle Thalwil (TH): 0, 2.5, 5, 7.5, 10, 12.5, 15, 20, 30, 40, 60, 80, 100, 120, 130, 135m
Datenquelle: Wasserversorgung Zürich (WVZ)

Tabelle 4: Auflistung ausgewerteter Daten Bodensee (BS), monatliche Beprobungen.

Parameter	Einheit	Zeitraum	Tiefen	Probenstellen
Temperatur	°C	1976-2017	Standardtiefen	FU
	°C	2015-2018	Hochauflösende Tiefenprofile (teilweise 2x pro Monat)	FU
	°C	1997-2017	Standardtiefen	GN
PAR (photosynthetisch aktive Strahlung)	µmol m^{-2} s^{-1}	2018	1m Schritte (0-30m)	FU
Gesamtphosphor (TP)	µg L^{-1}	1976-2017	Standardtiefen	FU
	µg L^{-1}	2015-2017	Standardtiefen	GN
Orthophosphat (PO_4-P)	µg L^{-1}	1976-2017	Standardtiefen	FU
	µg L^{-1}	1997-2017	Standardtiefen	GN
Partikulärer Phosphor (PP)	µg L^{-1}	1976-2017	Standardtiefen	FU
	µg L^{-1}	2015-2017	Standardtiefen	GN
Nitrat (NO_3-N)	µg L^{-1}	1976-2017	Standardtiefen	FU
	µg L^{-1}	2015-2017	Standardtiefen	GN
Ammonium (NH_4-N)	µg L^{-1}	1976-2017	Standardtiefen	FU
	µg L^{-1}	2015-2017	Standardtiefen	GN
Sauerstoff (O_2)	mg L^{-1}	1976-2017	Standardtiefen	FU
	mg L^{-1}	2015-2018	Hochauflösende Tiefenprofile (teilweise 2x pro Monat)	FU
	mg L^{-1}	2015-2017	Standardtiefen	GN
Silikat (SiO_2)	mg L^{-1}	1976-2017	Standardtiefen	FU

Standardtiefen der Probenstelle Fischbach-Uttwil (FU): 0, 5, 10, 15, 20, 30, 50, 100, 150, 200, 230, 250m
Standardtiefen der Probenstelle Gnadensee (GN): 0, 5, 10, 15, 19, 20m
Datenquellen: BOWIS - Bodensee-Wasserinformationssystem der Internationalen Gewässerschutz-Kommission für den Bodensee (IGKB). Hochauflösende Profile wurden vom ISF (Institut für Seenforschung Langenargen) zur Verfügung gestellt.

Tabelle 5: Auflistung hochauflösender Sondendaten Zürichsee (ZS), zweiwöchentliche Beprobungen, Zeitraum: Januar 2010 bis Oktober 2019.

Parameter	Einheit	Tiefen	Probenstelle	Sonde
Temperatur	°C	0.5 m Schritte (0-120 m)	TH	YSI 6600
Sauerstoff (O_2)	mg L^{-1}	0.5 m Schritte (0-120 m)	TH	YSI 6600
Phycoerythrin (Pigment)	RFU	0.5 m Schritte (0-120 m)	TH	YSI 6600
PAR (photosynthetisch aktive Strahlung)	µmol m^{-2} s^{-1}	1 m Schritte (0-25 m)	TH	LICOR
Gesamtchlorophyll (Chl-*a*)	µg L^{-1}	0.5 m Schritte (0-120 m)	TH	bbe FluoroProbe
***Planktothrix rubescens* zugeordnetes Chlorophyll**	µg L^{-1}	0.5 m Schritte (0-120 m)	TH	bbe FluoroProbe

Datenquelle: Limnologische Station der Universität Zürich

Datenquelle zu Monatsmittel Lufttemperatur Zürichsee (Station Zürich/Fluntern): Bundesamt für Meteorologie und Klimatologie MeteoSchweiz.
Datenquelle zu Monatsmittel Lufttemperatur Bodensee (Station Konstanz): Deutscher Wetterdienst, BOWIS - Bodensee-Wasserinformationssystem der Internationalen Gewässerschutz-Kommission für den Bodensee (IGKB).
Graphische Darstellung: SigmaPlot Versionen 13/14.

4. Vergleich der Langzeitentwicklungen des Zürich- und Bodensees

4.1 Reoligotrophierungs-Geschichte (Phosphor)

Gesamtphosphor

Die beiden Seen zeigen bzgl. des epilimnetischen Gesamtphosphors (Totalphosphor = TP) eine erstaunlich synchrone Reoligotrophierungs-Geschichte (Abb.6). Dies gilt für die Spitzenwerte ab 1975, für die logarithmische Abnahme der Konzentrationen, sowie für die aktuell erreichten Werte. Mitte der 1970er Jahre wurden im Epilimnion (0m Wassertiefe) des Bodensees mit 100 µg L^{-1} leicht höhere Konzentrationen erreicht als im Zürichsee (ca. 90 µg L^{-1}). Heutzutage liegen die Maximalwerte im Bodensee bei ca. 12 µg L^{-1}, im Zürichsee sind die Konzentrationen doppelt so hoch bei ca. 24 µg L^{-1} (Abb.7). Die metalimnetischen TP-Werte des Zürichsees spiegeln mittlerweile die Populationsdynamik von *P. rubescens* wider. Während der stabilen thermischen Schichtung (Frühjahr bis Herbst) ist *P. rubescens* in 12.5m zu fast 100% für den TP verantwortlich.

Grosse Unterschiede im Hypolimnion

Ein Vergleich der hypolimnetischen TP Konzentrationen spiegelt die beiden unterschiedlichen Seentypen wider (Abb.6). Die hypolimnetischen TP Werte werden in beiden Seen primär von gelöstem Phosphor (siehe Kapitel Orthophosphat) dominiert. Der Bodensee hatte im Beobachtungszeitraum stets ein oxisches Hypolimnion und im Vergleich zum Zürichsee relativ geringe TP Konzentrationen mit Maximalwerten von früher ca. 160 µg L^{-1}, und aktuellen Werten von ca. 20 µg L^{-1}. Der Zürichsee hingegen weist alljährlich eine starke Sauerstoffzehrung und damit ein mehr oder weniger grosses anoxisches Hypolimnion auf. Aufgrund der Seebecken-Morphometrie erscheint diese jahreszeitliche Dynamik als erklärbar. Die klimatisch bedingten schlechten Frühjahrsdurchmischungen der letzten Jahre haben allerdings die Sauerstoffarmut in der Tiefe zunehmend verstärkt. Durch die jahreszeitlichen anoxischen Phasen kommt es meist zu einer starken Rücklösung von Orthophosphat aus dem Sediment und heutzutage sehr hohen TP Werten über Grund mit phasenweise ca. 200 µg L^{-1} (Abb.7). Bemerkenswert ist, dass insgesamt der hypolimnetische TP im Zürichsee seit dem Jahr 1995 nahezu stabil ist.

Orthophosphat

Die Langzeittrends für das Orthophosphat (Abb.8&9) zeigen ebenso wie der Gesamtphosphor die Reoligotrophierung beider Seen seit Mitte der 1970er Jahre und werden daher nicht weiter diskutiert. Bedeutend sind die grün hinterlegten Peaks in allen Graphen, welche die Anreicherung des Epi- und Metalimnions mit Orthophosphat während der Frühjahrszirkulation zeigen. Diese jährliche Anreicherung ist von grösster Bedeutung für die Ausbildung von Phytoplankton-Frühjahrsblüten (Posch et al. 2015, Yankova et al. 2017). Betrachtet man nur den Zeitraum von 2000 bis 2018 (Abb.8), so werden zwei Trends ersichtlich: i) Die Anreicherung des Epilimnions im Frühjahr wurde in beiden Seen sehr gering (BS: ca. 4 µg L^{-1}, ZS: ca. 10 µg L^{-1}). ii) Die zunehmend schwache Durchmischung (siehe Kapitel 6.5) bewirkt zumindest im Zürichsee eine drastische Verarmung des Epilimnions an gelöstem Orthophosphat. Dadurch kam es im Zürichsee zu einer plötzlich auftretenden Verstärkung der Reoligotrophierung. Besonders drastisch war die Phase von 2013-2017, in der keine erkennbare Anreicherung mit Orthophosphat feststellbar war (Abb.8).

Planktothrix *und* *Orthophosphat*

Die Durchmischungstiefen scheinen jedoch noch ausreichend zu sein, dass *P. rubescens* während der Wintermonate in Tiefen (60-80m) mit höheren Orthophosphat-Konzentrationen gelangt und diese auch nutzt. Dies ist sicherlich eine weitere Ursache, warum seit 2013 im Zürichsee die epilimnetischen Orthophosphat-Werte auch nach der Frühjahrsdurchmischung nahe der Nachweisgrenze liegen.

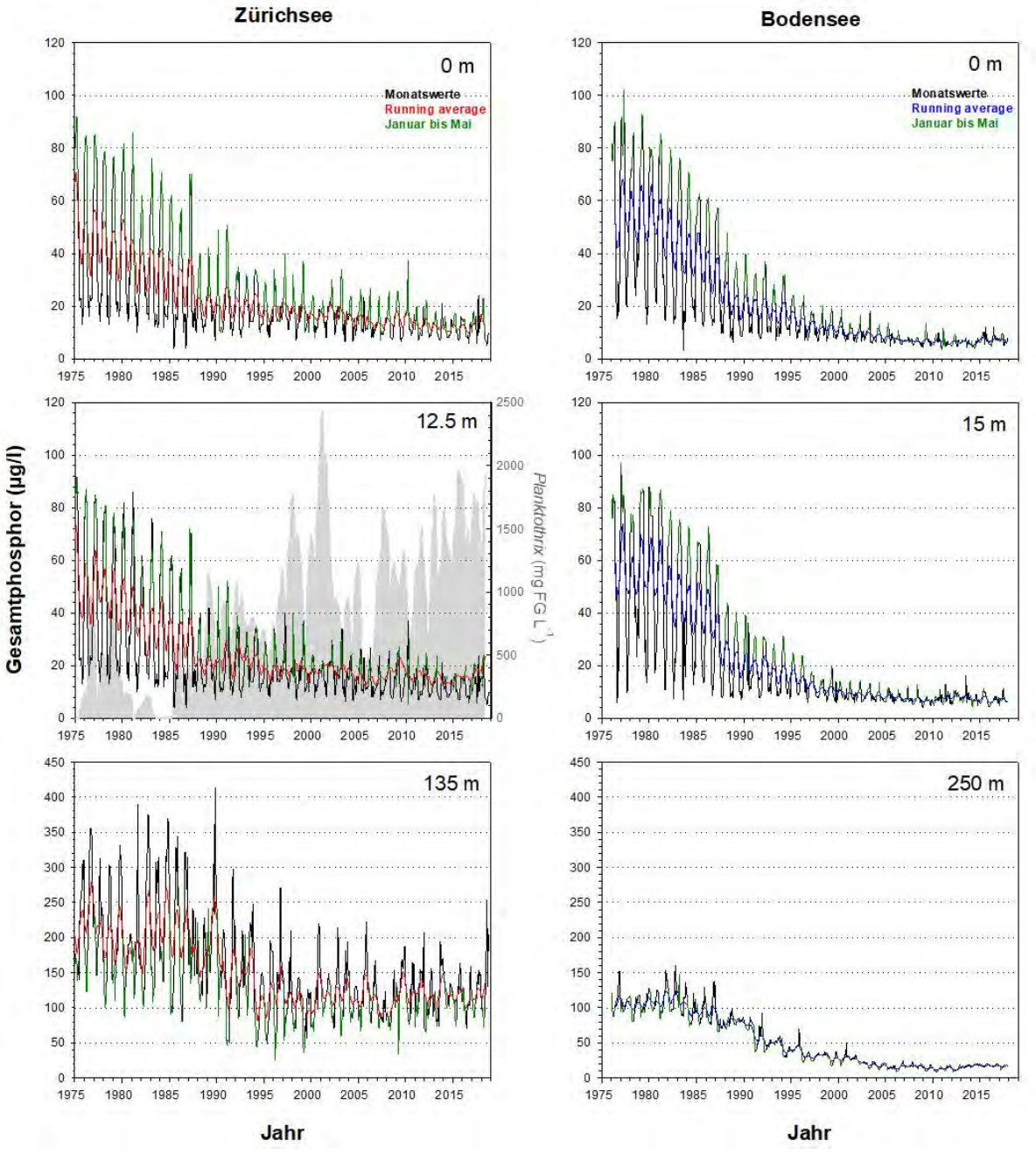

Abbildung 6. Langzeitdaten zum Verlauf des Gesamtphosphors im Zürichsee (ZS, ab 1975 bis Ende 2018) und Bodensee (BS, ab 1976 bis Ende 2017). Es wurden drei Tiefenstufen ausgewählt, welche repräsentativ für das Epilimnion (0m), Metalimnion (ZS: 12.5m, BS: 15m) und Hypolimnion (ZS: 135m, BS: 250m – beide Tiefen knapp über Grund) stehen. Dargestellt sind die Monatswerte, der gleitende Mittelwert (running average; ZS: rot, BS: blau) und grün hinterlegt sind die Werte während der potentiellen Durchmischungsphase (Januar bis Mai). Für das Metalimnion des Zürichsees wird zudem die Dynamik von *Planktothrix rubescens* (graue Fläche) gezeigt.

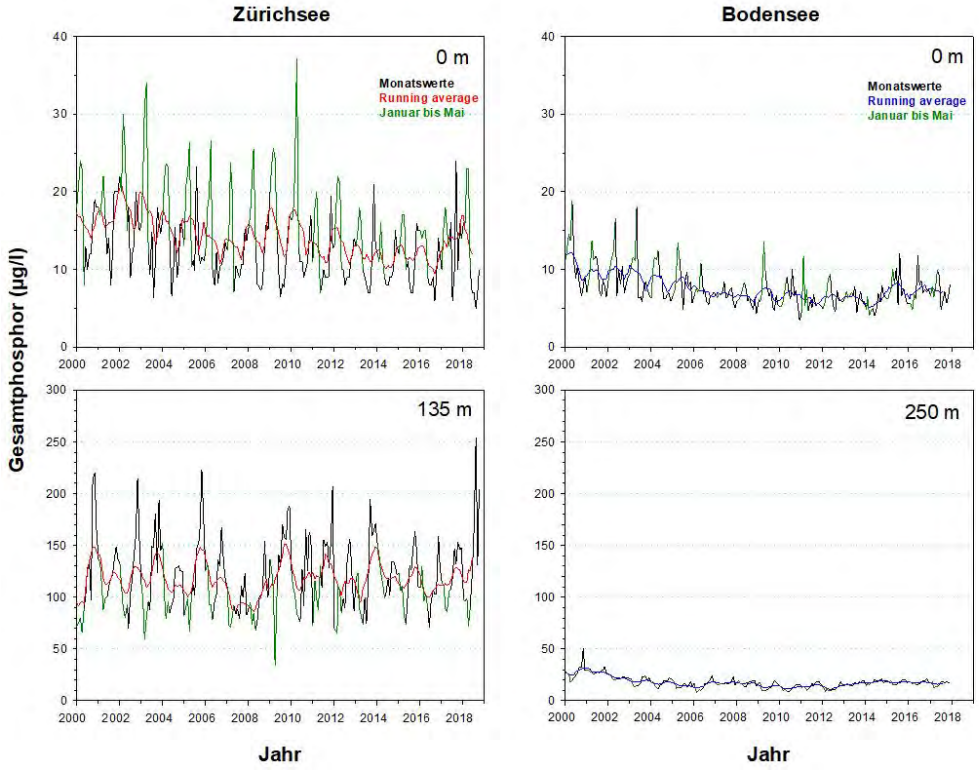

Abbildung 7. Detailansicht für die Werte aus Abb.6. Dargestellt ist die Entwicklung des Gesamtphosphors im Epi- und Hypolimnion für die Periode von 2000 bis Ende 2018 (ZS) bzw. Ende 2017 (BS). Für Details der Farbcodierung siehe Beschriftung von Abb.6.

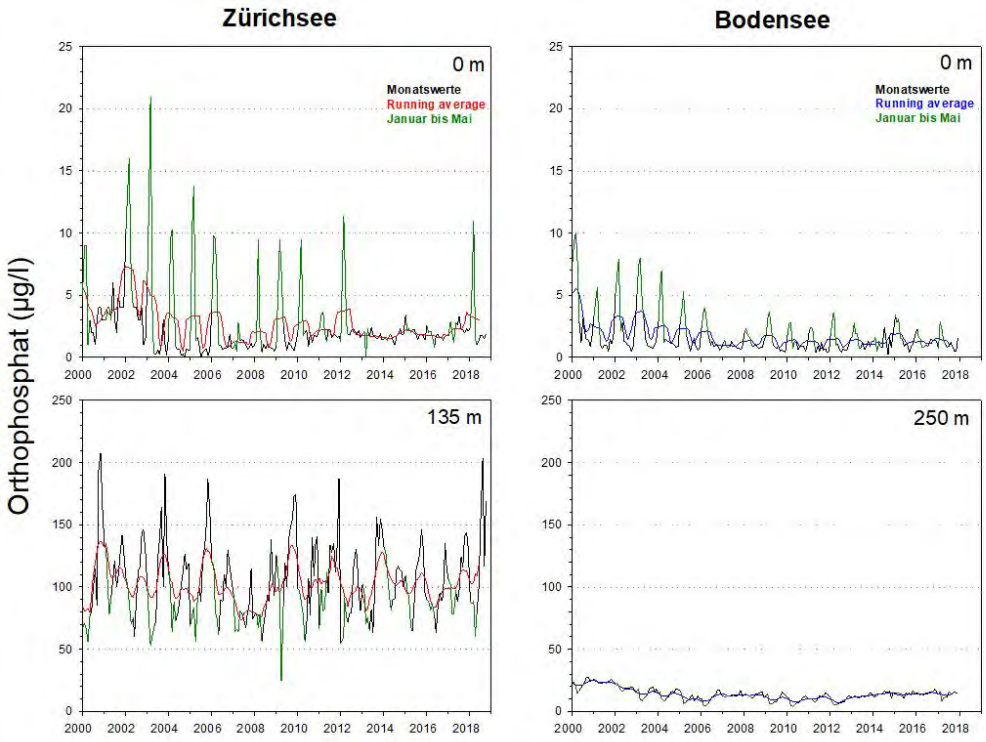

Abbildung 8. Detailansicht für die Werte aus Abb.9. Dargestellt ist die Entwicklung des Orthophosphat im Epi- und Hypolimnion für die Periode von 2000 bis Ende 2018 (ZS) bzw. Ende 2017 (BS). Für Details der Farbcodierung siehe Beschriftung von Abb.9.

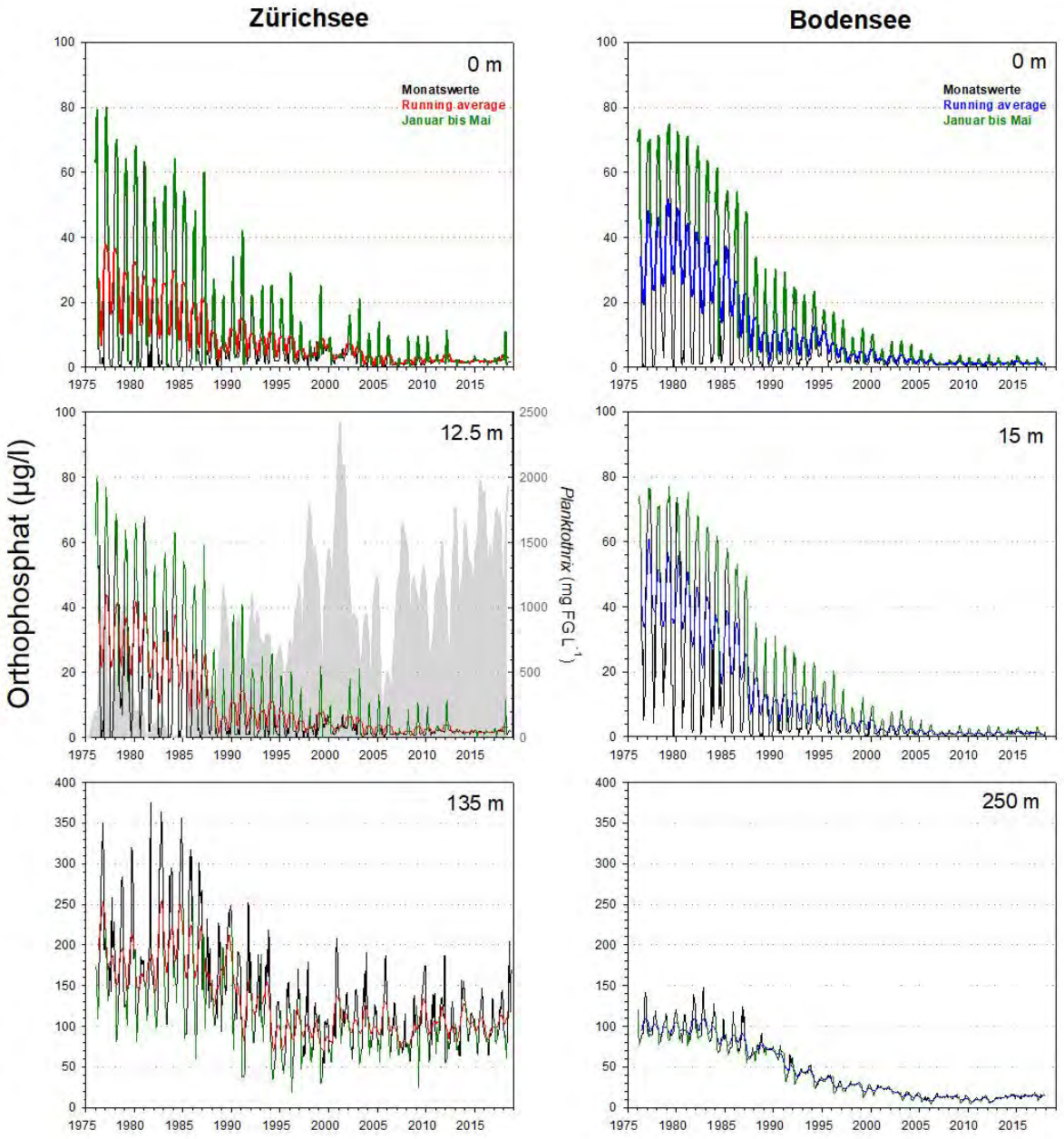

Abbildung 9. Langzeitdaten seit 1976 zum Verlauf des biologisch verfügbaren Orthophosphat im Zürichsee (ZS, bis Ende 2018) und Bodensee (BS, bis Ende 2017). Es wurden drei Tiefenstufen ausgewählt, welche repräsentativ für das Epilimnion (0m), Metalimnion (ZS: 12.5m, BS: 15m) und Hypolimnion (ZS: 135m, BS: 250m – beide Tiefen knapp über Grund) stehen. Dargestellt sind die Monatswerte, der gleitende Mittelwert (running average; ZS: rot, BS: blau) und grün hinterlegt sind die Werte während der potentiellen Durchmischungsphase (Januar bis Mai). Für das Metalimnion des Zürichsees wird zudem die Dynamik von *Planktothrix rubescens* (graue Fläche) gezeigt.

4.2 Sauerstoff

Grosse Unterschiede im Metalimnion

Die Langzeittrends der Sauerstoffkonzentrationen (Abb.10&11) zeigen eine sehr ähnliche Dynamik für das Epilimnion, jedoch grosse Unterschiede für das Meta- und Hypolimnion. Im Zürichsee entwickelt sich regelmässig ein massives (Abnahme bis auf 2 mg O_2 L^{-1}) metalimnetisches Sauerstoffminimum (meist zwischen 10-20m Wassertiefe). Seit den 1990er treten jedoch auch hohe Übersättigungen v.a. im Spätsommer auf, bedingt durch die hohe Photosyntheseleistung von *P. rubescens*.

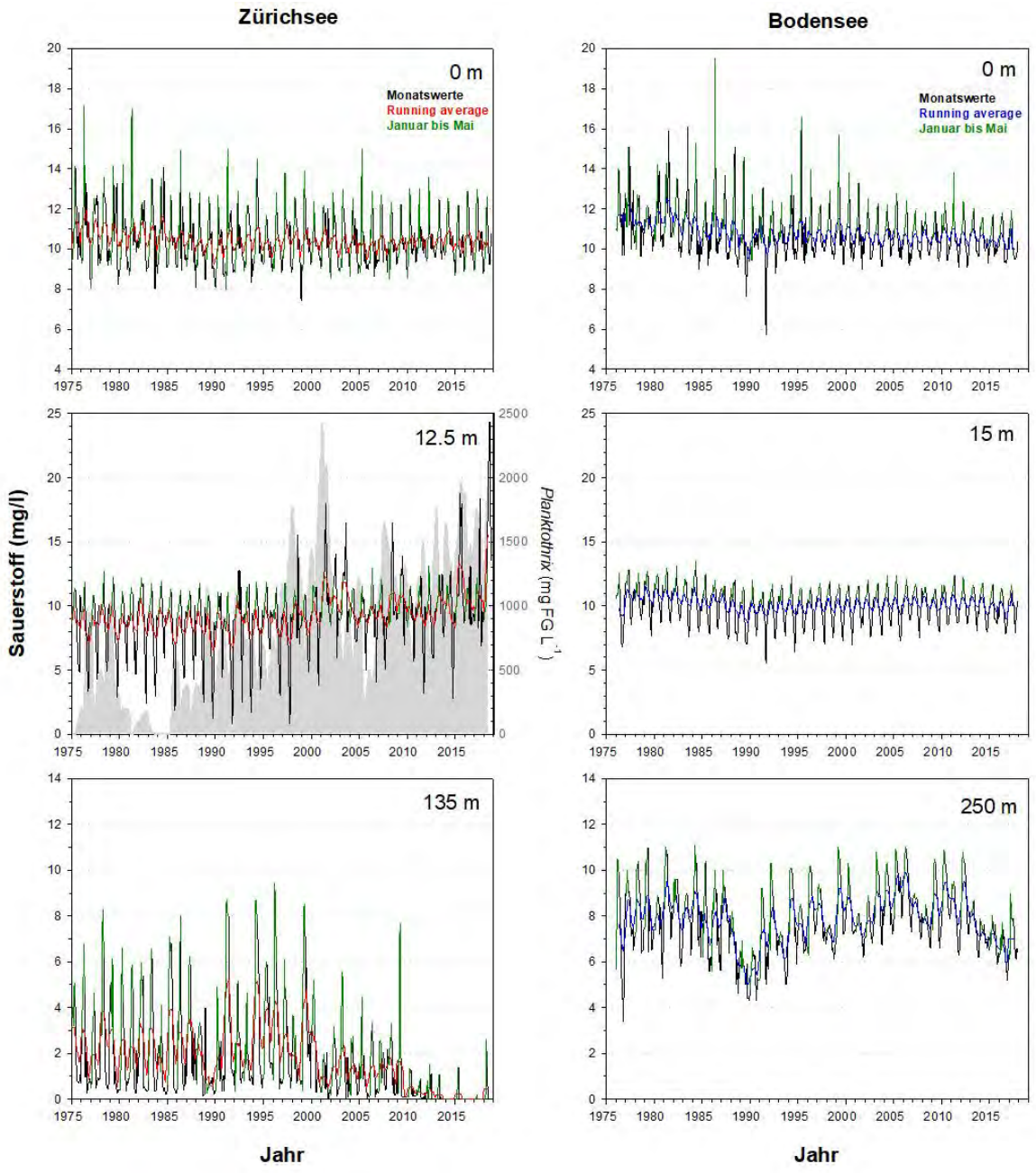

Abbildung 10. Langzeitdaten zum Verlauf der Sauerstoff-Konzentrationen im Zürichsee (ZS, ab 1975 bis Ende 2018) und Bodensee (BS, ab 1976 bis Ende 2017). Es wurden drei Tiefenstufen ausgewählt, welche repräsentativ für das Epilimnion (0m), Metalimnion (ZS: 12.5m, BS: 15m) und Hypolimnion (ZS: 135m, BS: 250m – beide Tiefen knapp über Grund) stehen. Dargestellt sind die Monatswerte, der gleitende Mittelwert (running average; ZS: rot, BS: blau) und grün hinterlegt sind die Werte während der potentiellen Durchmischungsphase (Januar bis Mai). Für das Metalimnion des Zürichsees wird zudem die Dynamik von *Planktothrix rubescens* (graue Fläche) gezeigt.

Unterschiede im Hypolimnion

Ein Vergleich der hypolimnetischen Sauerstoffkonzentrationen spiegelt die zwei unterschiedlichen Seentypen wider. Im Zürichsee entwickelt sich alljährlich während der stabilen thermischen Schichtung eine starke O_2 Zehrung über Grund. Oft werden am Jahresende sogar anoxische Verhältnisse erreicht und diese Dynamik ist aufgrund der Seebecken-Morphometrie nachvollziehbar. Von besonderer Bedeutung für die jährliche O_2 Auffrischung ist die Phase der Frühjahrs-durchmischung (grün hinterlegte Daten). Der Bodensee weist über den gesamten Zeitraum eine stets aerobe Tiefenschicht mit ca. 8 mg O_2 L^{-1} auf.

Klimaerwärmung und hypo-limnetischer O_2 Gehalt

Markant für beide Seen ist eine Reduktion der O_2 Konzentrationen im Jahr 1989. Für jenes Jahr wurde eine extrem schwache Durchmischungsdynamik berichtet (Posch et al. 2012, Güde & Straile 2016). Beide Seen zeigen seit 2010 (Abb.10) eine drastische und linear ablaufende Abnahme der Sauerstoffkonzentrationen. Im Zürichsee entstanden dadurch ganzjährliche anoxische Bedingungen.

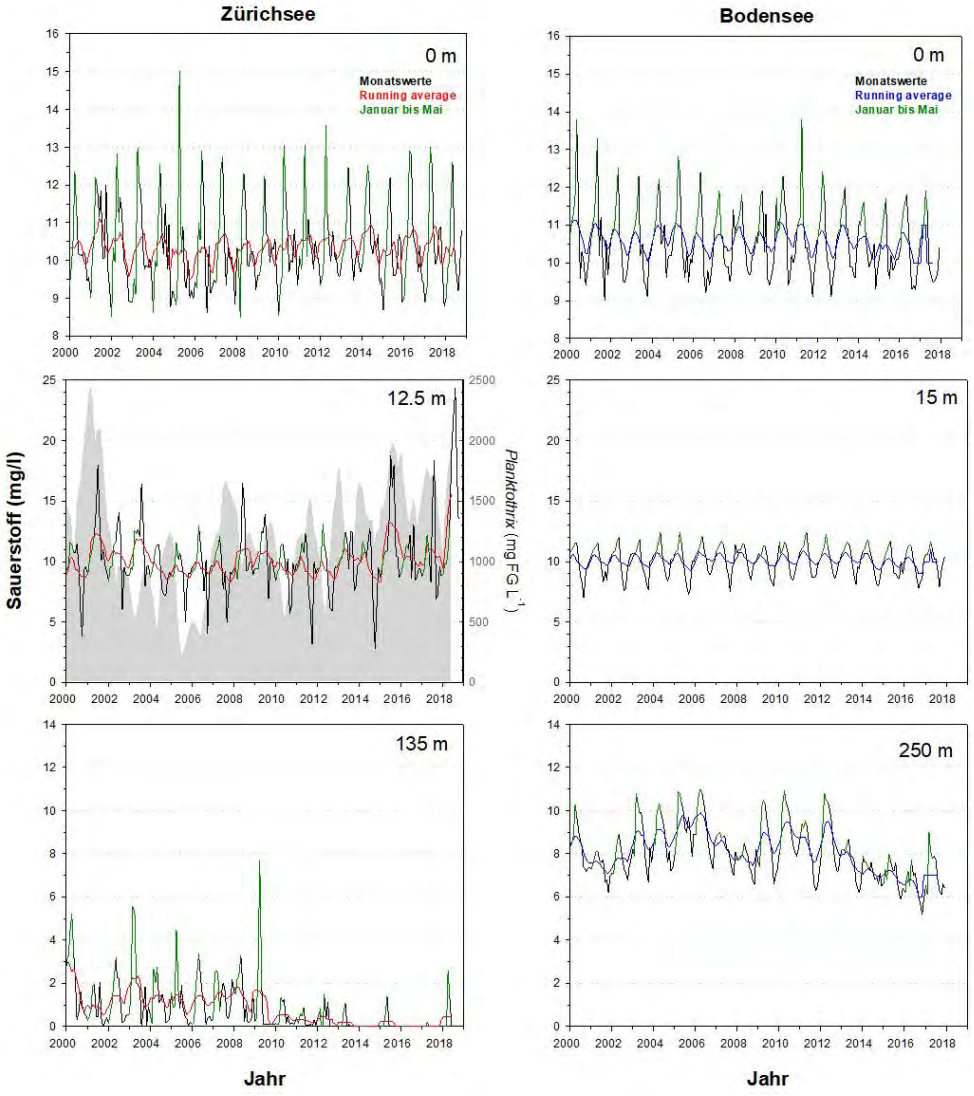

Abbildung 11. Detailansicht für die Werte aus Abb.10. Dargestellt ist die Entwicklung der Sauerstoff-Konzentrationen im Epi-, Meta- und Hypolimnion für die Periode von 2000 bis Ende 2018 (ZS) bzw. bis Ende 2017 (BS). Für Details der Farbcodierung siehe Beschriftung von Abb.10.

4.3 Nitrat

Markante Unterschiede

In beiden Seen ist bis zu den 1990er Jahren eine Zunahme der Nitrat-Stickstoff (NO_3-N) Konzentrationen zu verzeichnen (Abb.12). Allerdings liegen die Spitzenwerte im Bodensee in allen Tiefenstufen deutlich über den Werten des Zürichsees.

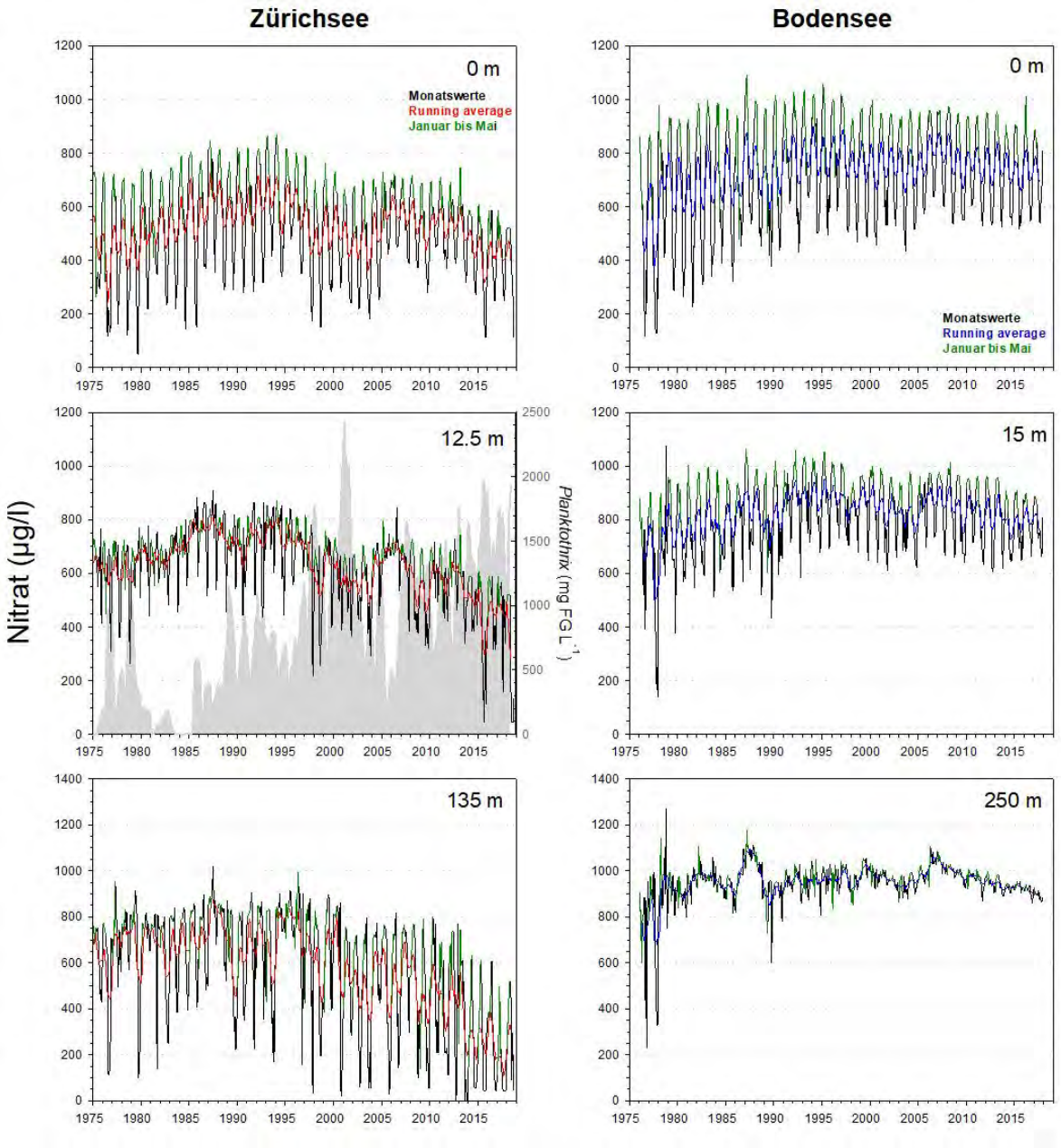

Abbildung 12. Langzeitdaten zum Verlauf des Nitrat-Stickstoffs im Zürichsee (ZS, ab 1975 bis Ende 2018) und Bodensee (BS, ab 1976 bis Ende 2017). Es wurden drei Tiefenstufen ausgewählt, welche repräsentativ für das Epilimnion (0m), Metalimnion (ZS: 12.5m, BS: 15m) und Hypolimnion (ZS: 135m, BS: 250m – beide Tiefen knapp über Grund) stehen. Dargestellt sind die Monatswerte, der gleitende Mittelwert (running average; ZS: rot, BS: blau) und grün hinterlegt sind die Werte während der potentiellen Durchmischungsphase (Januar bis Mai). Für das Metalimnion des Zürichsees wird zudem die Dynamik von *Planktothrix rubescens* (graue Fläche) gezeigt.

Starke Abnahme von NO_3-N im Zürichsee

Die Langzeitentwicklung in beiden Seen verlief ab Mitte der 1990er Jahre allerdings sehr unterschiedlich (Abb.12&13). Während im Bodensee die NO_3-N Konzentrationen seit den 1990ern quasi konstant geblieben sind, ist für den Zürichsee eine markante und in mehreren Stufen erfolgende Abnahme der Werte festzuhalten. Teilweise werden nur noch 50% der früheren NO_3-N Werte erreicht. Nach unserem Kenntnisstand lässt sich die Abnahme nicht auf Veränderungen des Eintrags von Kläranlagen am See zurückführen. Dies wäre denkbar, wenn zahlreiche Anlagen gleichzeitig mit einer N-Elimination (z.B. Denitrifikation) begonnen hätten. Die Abnahme im Zürichsee hat einerseits mit der veränderten Durchmischungsdynamik zu tun. Die starke Abnahme des Sauerstoffgehalts im Hypolimnion bedingt eine markante Abnahme des hypolimnetischen Nitrats (d.h. fehlende Nitrifikation von NH_4 zu NO_3). Andererseits ist es sehr wahrscheinlich, dass *P. rubescens* direkt für die Abnahme von NO_3 im Epi- und Metalimnion verantwortlich ist. Das Cyanobakterium besitzt keine Heterocysten, d.h. es kann nicht direkt N_2 fixieren, sondern braucht NO_3, NH_4 und sogar Aminosäuren als Stickstoffquellen.

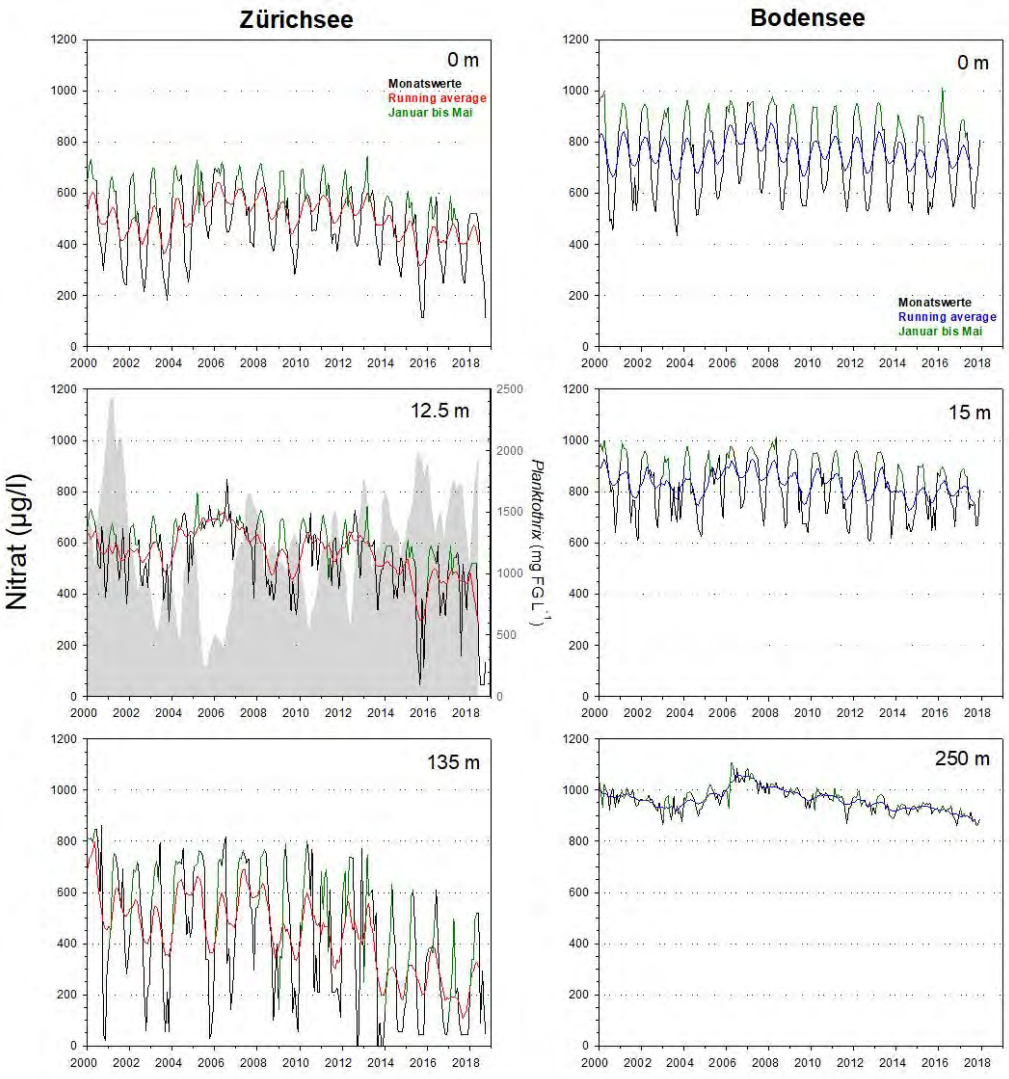

Abbildung 13. Detailansicht für die Werte aus Abb.12. Dargestellt ist die Entwicklung des Nitrat-Stickstoffs im Epi- und Hypolimnion für die Periode von 2000 bis Ende 2018 (ZS) bzw. Ende 2017 (BS). Für Details der Farbcodierung siehe Beschriftung von Abb.12.

5. Darstellung limnologischer Kenngrössen für die Periode 2015-2019

5.1 Vergleich der grossen Seebecken

Temperatur und Sauerstoff

Im Bodensee kam es im Herbst 2016 zu einem Massenvorkommen von *Planktothrix rubescens*, in den Folgejahren waren jedoch keine weiteren Massenentwicklungen beobachtbar. Um allfällige limnologische Besonderheiten der letzten Jahre (2015-2018) zu erkennen, zeigen wir für ausgewählte Parameter die gesamten Tiefenprofil-Messungen als Contour-Plots (Abb.14&15). Auffällig ist in beiden Seen die Periode von schwachen Durchmischungen in den Jahren 2015-2017 (siehe auch Kapitel 6). Dies ist bereits in den Temperaturprofilen erkennbar, d.h. in der Erwärmung des Hypolimnion beginnend im Januar 2016 bis Januar 2018. Zudem kam es in beiden Seen nur zu einer teilweisen Erhöhung der Sauerstoff-Konzentrationen während der Frühjahrsmonate. Im Zürichsee entwickelte sich in dieser Periode eine stark ausgeprägte Sauerstoffarmut im tiefen Hypolimnion. Für die detaillierte Darstellung der Konsequenzen schwacher Durchmischungen verweisen wir auf die Kapitel 6.3-6.5. Bedeutend ist, das im Jahr 2018 beide Seen wieder eine tiefergreifende Durchmischung aufwiesen.

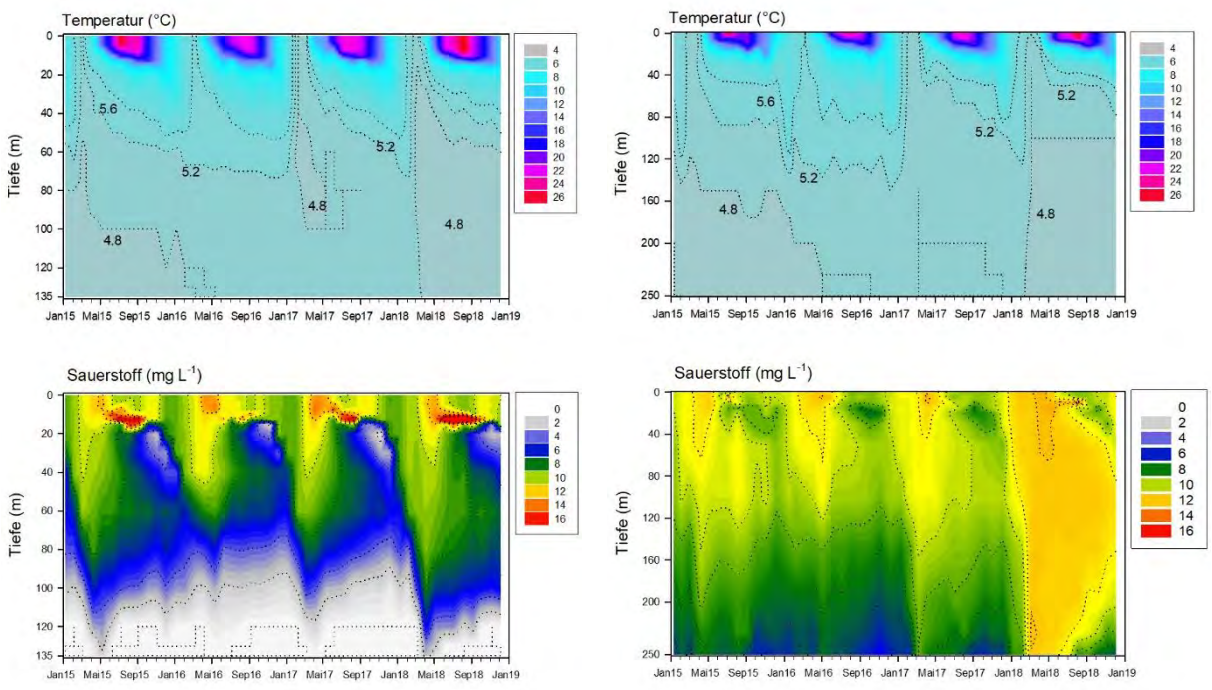

Abbildung 14. Temperatur und Sauerstoffverhältnisse im Zürichsee (linke Graphen, z_{max}=135m) und Bodensee (rechte Graphen, z_{max}=250m) für den Zeitraum Januar 2015 bis Dezember 2018.

Phosphor im Zürichsee

Durch die anaeroben Verhältnisse im Hypolimnion des Zürichsees kam es zu starken Rücklösungen von Orthophosphat in der Tiefe (Abb.15). Dabei werden Konzentrationen von über 180 µg P L^{-1} erreicht. Seentypus-bedingt entwickelt sich fast jedes Jahr eine Sauerstoffarmut in der Tiefe und somit handelt es sich um ein bekanntes Phänomen, welches allerdings in den Jahren 2015-2017 verstärkt war. Bemerkenswert sind drei Aspekte bezgl. gelöstem Phosphor:

(i) das Orthophosphat scheint in der Tiefe nicht effektiv von Bakterien genutzt zu werden.

(ii) Selbst in der Tiefenzone von 40-80 Metern werden relativ hohe Konzentrationen gemessen (15-30 µg P L^{-1}).

(iii) In den Jahren 2015 bis 2017 kam es zu keinem messbaren Transport von Orthophosphat aus dem Hypo- ins Epilimnion während der Frühjahrs-durchmischung.

Ad (iii): Betrachtet man nur die Dynamik des Gesamtphosphors im Zürichsee, könnte man das Gegenteil vermuten, nämlich, dass es im Frühjahr zu einer Phosphoranreicherung der Oberfläche auch in den Jahren 2015 bis 2017 kam. Diese Dynamik spiegelte allerdings nur die Dynamik des partikulären Phosphors wider. Und diese Dynamik entsprach fast zu hundert Prozent der Populationsentwicklung von *Planktothrix rubescens* (siehe Abb.16). Das vermeintliche «Upwelling» von Orthophosphat entsprach in Tatsache dem «Downwelling» von *P. rubescens* in Orthophosphat-reiche Tiefenschichten.

Phosphor im Bodensee

Im Bodensee sind die Orthophosphat-Konzentrationen selbst über Grund um einen Faktor 10 niedriger und übersteigen kaum 20 µg P L^{-1}. Auch im Bodensee trat im Zeitraum 2015-2017 eine leichte Anreicherung von Orthophosphat über Grund auf.

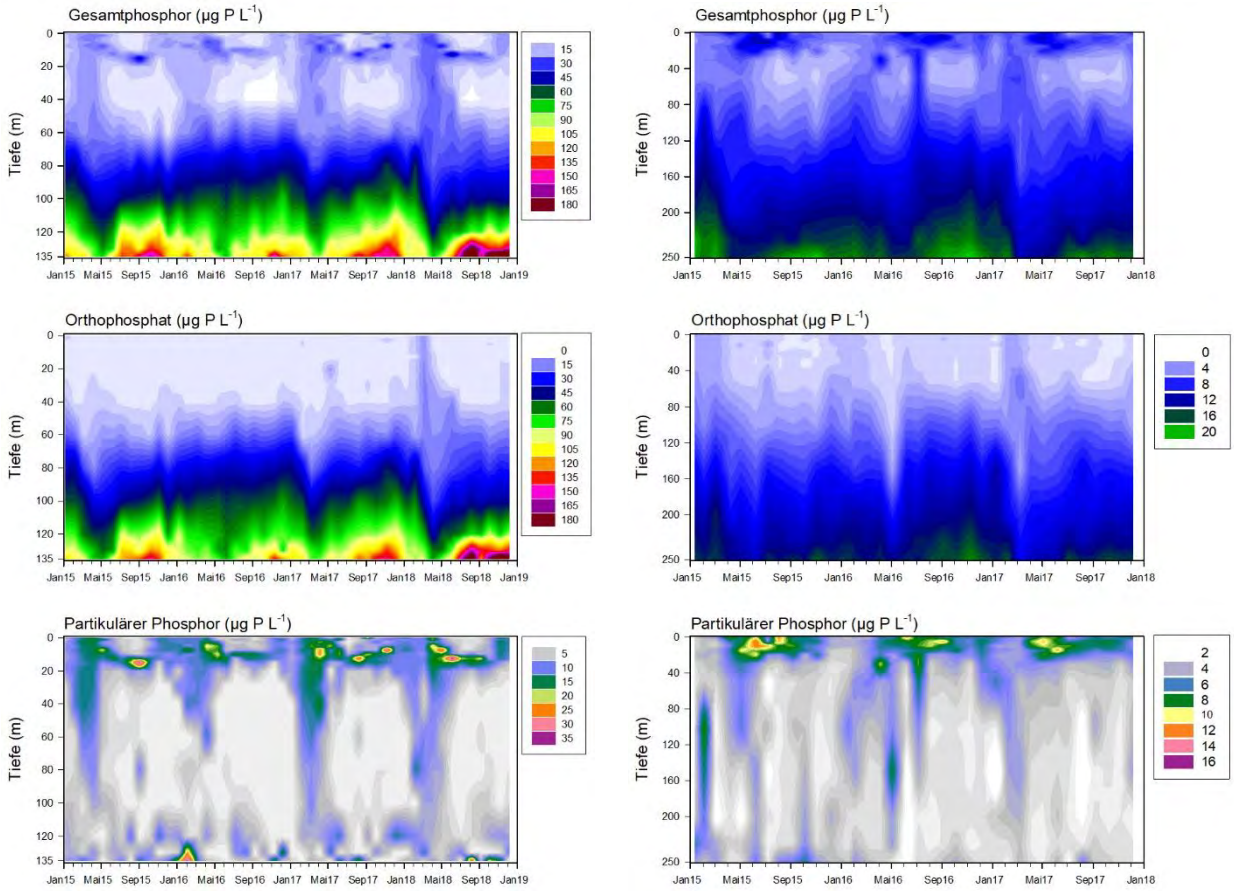

Abbildung 15. Konzentrationen an Gesamtphosphor, Orthophosphat und partikulärem Phosphor im Zürichsee (linke Graphen, z_{max}=135m, Januar 2015 bis Dezember 2018) und Bodensee (rechte Graphen, z_{max}=250m, Januar 2015 bis Dezember 2017). Der partikuläre Phosphor im Zürichsee spiegelt die Populationsdynamik von *Planktothrix rubescens* wider (siehe Abb.16).

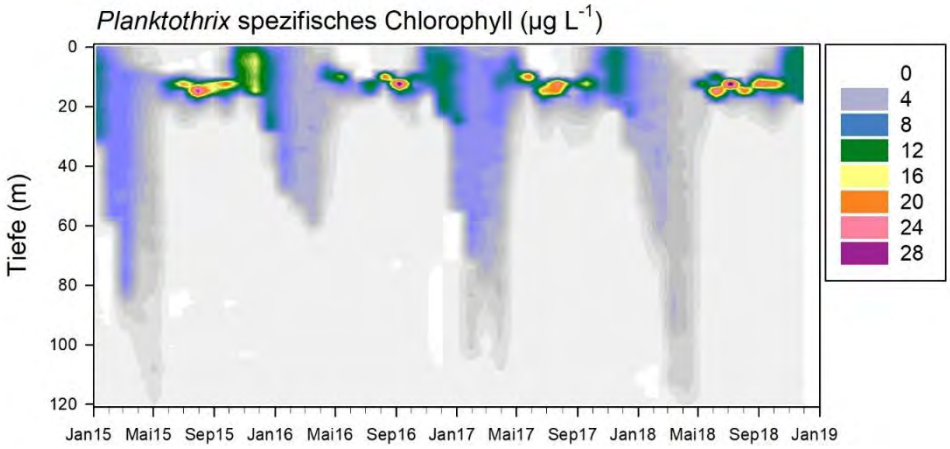

Abbildung 16. Konzentrationen an *Planktothrix rubescens* im Zürichsee gemessen als spezifische Chlorophyll *a* Werte (in µg Chl *a* L^{-1}) mittels bbe-Fluoroprobe-Sonde. Die Abbildung beruht auf zweiwöchentlichen Profilen zwischen 0m bis 120m Tiefe in 1m Intervallen. Messperiode: Januar 2015 bis November 2018.

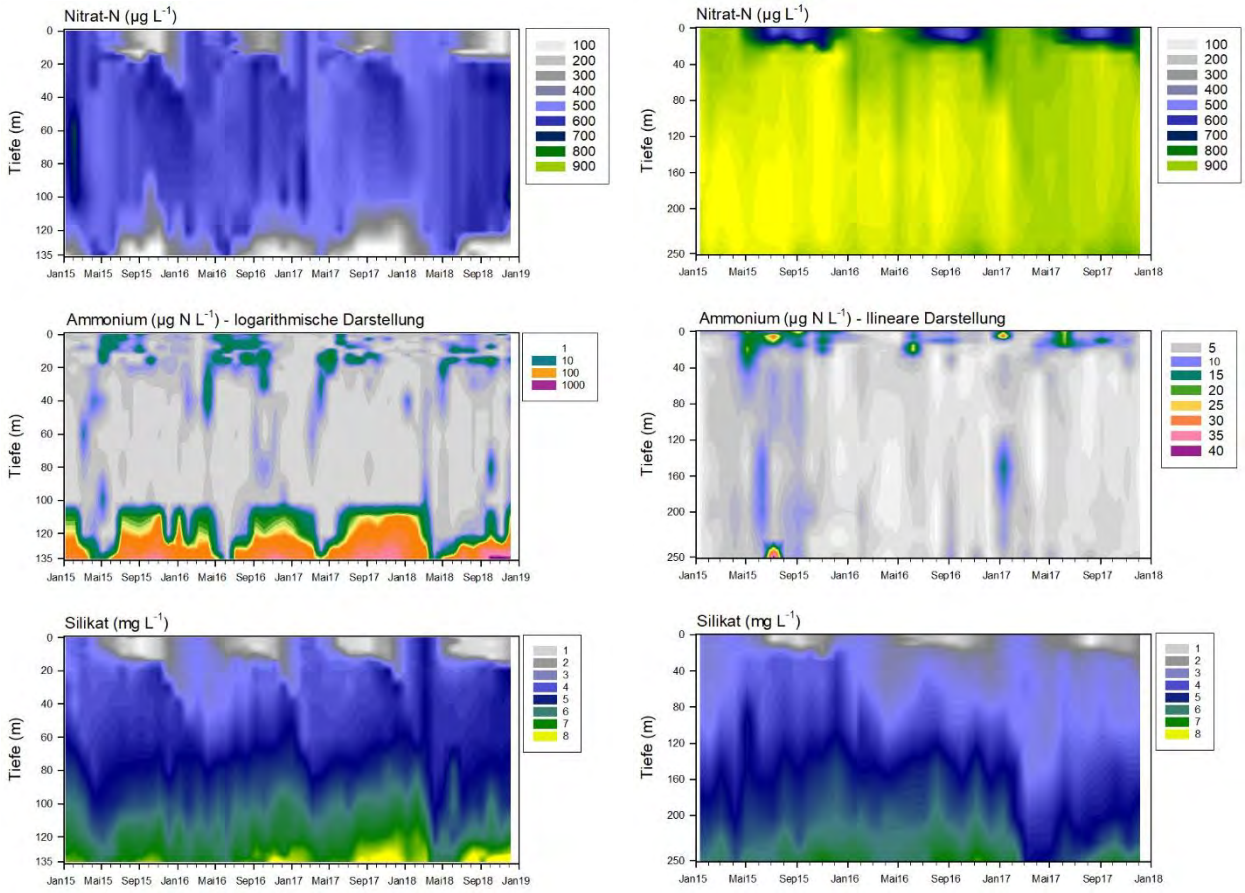

Abbildung 17. Konzentrationen an Nitrat-Sickstoff, Ammonium-Stickstoff und Silikat im Zürichsee (linke Graphen, z_{max}=135m, Januar 2015 bis Dezember 2018) und Bodensee (rechte Graphen, z_{max}=250m, Januar 2015 bis Dezember 2017).

Nitrat

Auffällig sind die sehr hohen Nitratkonzentrationen in der gesamten Wassersäule des Bodensees im Vergleich zum Zürichsee (Abb.17). In beiden Seen sieht man eine durch Primärproduzenten bedingte epilimnetische Zehrung im Jahresverlauf. Während die Zehrung im Bodensee wohl primär durch eukaryotische Algen verursacht wird, dürfte dieses wesentlich ausgeprägtere Phänomen im Zürichsee auch stark durch *P. rubescens* verursacht sein. Trotz der unzureichenden Auffrischung des Hypolimnions mit Sauerstoff im Zeitraum 2015-2017 (siehe Abb.14), wurden für den Zürichsee während der Durchmischungsperioden zunehmende Nitratkonzentrationen über Grund festgestellt. Im Jahresverlauf nahmen die Konzentrationen dann jeweils rasch ab.

Ammonium

Die jährlich wiederkehrenden anoxischen Phasen im Hypolimnion des Zürichsees führten zu hohen Ammonium-Konzentrationen mit Werten bis 1 mg NH_4-N L^{-1} über Grund (135m). Ab einer Tiefe von 100m und somit erhöhten Sauerstoff-konzentrationen kommt es jedoch schnell zur Nitrifikation von NH_4 zu NO_3 (Abb.17).

Silikat

Die jahreszeitlichen epilimnetischen Zehrungen an Silikat gehen in beiden Seen wohl primär auf das Wachstum von zentrischen und pennaten Diatomeen zurück (Abb.17). Im Zürichsee sind es mittlerweile vor allem Kieselalgenblüten im Sommer und Frühherbst, die für die Abnahme der Silikat-Konzentrationen verantwortlich sind (Yankova et al. 2017). Auffällig ist für beide Seen die Zunahme der hypolimnetischen Silikat-Konzentrationen im Zeitraum 2015-2017. Auch dieses Muster spricht für unzureichende Seen-Durchmischungen in dieser Periode.

Fazit für den Zeitraum von 2015-2018

Betrachtet man die Dynamik der wichtigsten **chemischen Parameter im Bodensee** für den Zeitraum von 2015 bis 2018, so **ergibt sich keine Auffälligkeit**, die das plötzliche Auftauchen von *P. rubescens* erklären könnte. **Einzig die äusserst schwache Durchmischung in den Vorjahren und im Jahr 2016 selbst muss als Besonderheit angesehen werden.**

5.2 Limnologie des Gnadensees

Rheinsee, Zellersee und Gnadensee

Im Gegensatz zum Bodensee-Obersee weist der Untersee einige flachere Becken auf (siehe Tabelle 2). Selbst bei einer Holomixis in diesen Bereichen, würden die schwächsten Gasvesikel-Varianten von *Planktothrix rubescens* nicht geschädigt werden. Die kurze theoretische Wassererneuerungszeit des Rheinsees sowie des Zellersees sprechen allerdings gegen eine dauerhafte Etablierung von *P. rubescens,* da diese vermutlich «ausgewaschen» wird. Ähnliches ist bekannt aus dem Zürichsee-Obersee, in welchem *P. rubescens* bis anhin nur als Einzelfunde nachgewiesen werden konnte. Der Gnadensee hingegen könnte aufgrund seiner längeren Wasserverweildauer ein potentielles Habitat für *P. rubescens* darstellen und wird daher als einziges Becken des Bodensee-Untersees genauer betrachtet.

Temperatur und Sauerstoff

Die Temperatur- und Sauerstoffprofile lassen erkennen, dass jeweils im Frühjahr eine Vollzirkulation des Wasserkörpers stattfand (Abb.18). Das Hypolimnion, welches von Sommer bis Spätherbst anoxisch war, wurde dabei vollständig mit Sauerstoff angereichert. Nach der Durchmischung zeigte sich eine deutliche Schichtung des Gnadensees, welche für das Wachstum von *P. rubescens* förderlich wäre. Im Gegensatz zum Zürichsee und Bodensee-Obersee gab es für den

Gnadensee keine Anzeichen für eine aussergewöhnliche Reduktion der Durchmischungstiefe von 2015 bis Anfang 2018 (Abb.18).

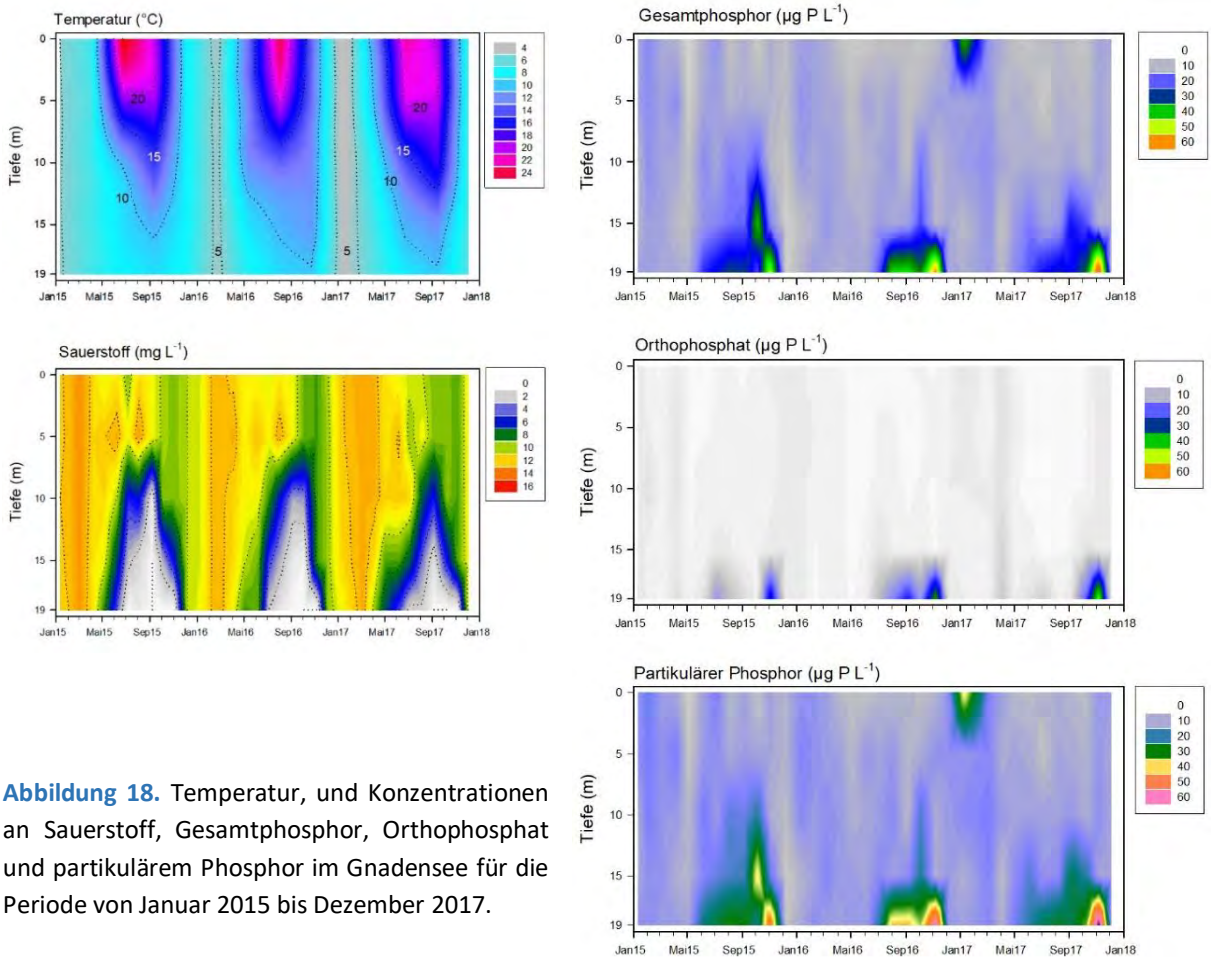

Abbildung 18. Temperatur, und Konzentrationen an Sauerstoff, Gesamtphosphor, Orthophosphat und partikulärem Phosphor im Gnadensee für die Periode von Januar 2015 bis Dezember 2017.

Phosphor im Gnadensee

Durch die saisonal anaeroben Verhältnisse im Hypolimnion kommt es zu starken Rücklösungen von Orthophosphat über Grund mit Konzentrationen von bis zu 44 µg P L^{-1} (Abb.18). Parallel dazu und in der gleichen Tiefe ist jeweils eine Erhöhung des partikulären Phosphors zu beobachten. Dies spricht höchstwahrscheinlich für ein Wachstum von nicht phototrophen, anaeroben, Bakterien, welche vom gelösten Orthophosphat profitieren. Ein epilimnetisches Maximum an partikulärem Phosphor im Januar 2017 könnte hingegen eine Algenblüte widerspiegeln (leider liegt derzeit kein kompletter Datensatz zum Gesamtchlorophyll der einzelnen Tiefenstufen vor). Weitere Indizien für massiv auftretende Algenblüten waren im betrachteten Zeitraum nicht zu finden. Abgesehen von den hypolimnetischen Phosphor-Maxima, sind die Orthophosphat-Konzentrationen im Gnadensee deutlich unter den Werten des Zürichsees.

Potential für* P. rubescens *Blüten

Planktothrix rubescens könnte sich aufgrund der stabilen Schichtung knapp über dem Orthophosphat Maximum (ca. 15m) einschichten und so vom gelösten Phosphor profitierten. Hamre et al. (2018) fand Hinweise, dass *Planktothrix* theoretisch auch in einem anoxischem Hypolimnion stabile Blüten bilden kann, sofern das Lichtklima stimmt. Das bedeutet, im Gnadensee könnte es bei geeigneten Lichtbedingungen durchaus zu *P. rubescens* Blüten kommen.

6. Folgen der Klimaerwärmung für den Zürich- und Bodensee

6.1 Lufttemperatur am Beispiel Zürich/Fluntern

Messungen seit 1864

Der Datensatz zur Lufttemperatur in Zürich/Fluntern (© MeteoSchweiz) beginnt mit dem Jahr 1864. Für die Analyse der Daten wurden die Jahresmittel und ein 60 Monate umfassender gleitender Mittelwert verwendet (Abb.19). Unsere Auswertung der Daten bezüglich anhaltender Wärmeperioden (Trends über mehrere Jahre) ergab vier Perioden mit stark positiver Geradensteigung: von 1889-1898 (r^2=0.50), von 1940-1948 (r^2=0.66), von 1955-1960 (r^2=0.48) und ein konstant anhaltender Anstieg von 1970 bis 2019 (r^2= 0.61). Für die Periode von 1970 bis 2019 ergibt sich eine durchschnittliche Erwärmung von 0.44° C pro Dekade.

Maximale Abweichung für 2018

Die Abweichungen der Jahresmittel vom Mittelwert aller Messjahre (n=155) zeigen einen Maximalwert von 2.6°C für das Jahr 2018 (Abb.20). Dieser Wert gilt jedoch nur für die Jahresmittel. Betrachtet man die Temperaturabweichungen für einzelne Monate, ergeben sich wesentlich höhere und extremere Abweichungen (siehe unten).

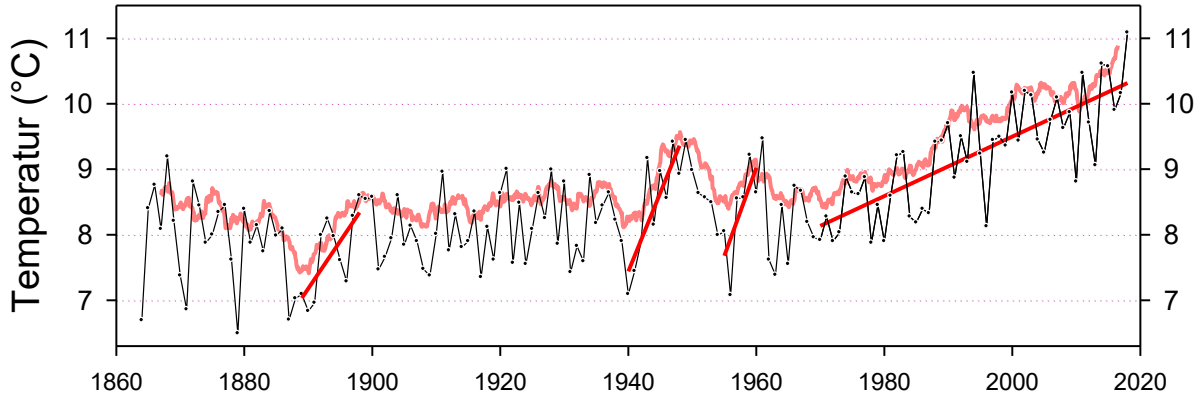

Abbildung 19. Jahresmittel der Lufttemperatur (schwarze Symbole und Linie) seit Beginn der Aufzeichnung im Jahr 1864 bis inkl. 2018. Basierend auf den Monatsmitteln wurde ein 60-Monate umspannender 'running average' (rote Linie) berechnet. Die vier Perioden mit signifikantem Temperaturanstieg sind als Regressionsgeraden gezeigt (rote Geraden). Rohdaten: Bundesamt für Meteorologie und Klimatologie MeteoSchweiz.

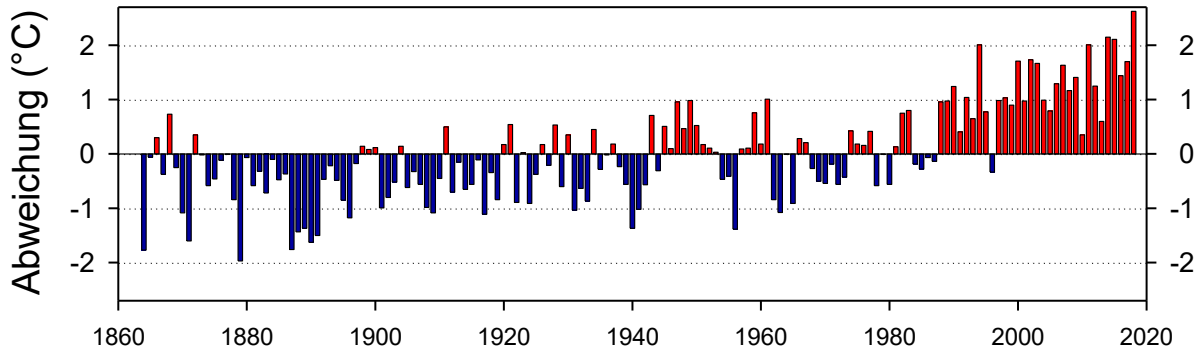

Abbildung 20. Abweichung der Jahresmittel der Lufttemperatur (schwarze Symbole und Linie) vom Mittelwert aller Messjahre. Kältere Jahre als der Durchschnitt werden als blaue Balken, wärmere Jahre als rote Balken angegeben. Rohdaten: Bundesamt für Meteorologie und Klimatologie MeteoSchweiz.

6.2 Erwärmung der Wasserkörper im Zürich- und Bodensee

Luft- versus Wasser-temperatur

Steigende Lufttemperaturen und die Zunahme der Globalstrahlung bedingen einen fast linearen Anstieg der Oberflächentemperaturen stehender Gewässer (O'Reilly et al. 2015, Schmid & Köster 2016). Für den Zürichsee und den Bodensee ergibt sich eine eindeutige und völlig synchron laufende Korrelation zwischen der lokalen Lufttemperatur und den Temperaturen der Wasseroberfläche (Abb.21). Für den Zürichsee beträgt die Differenz zwischen dem kältesten (1973) und dem wärmsten (2018) Jahr 2.7° C.

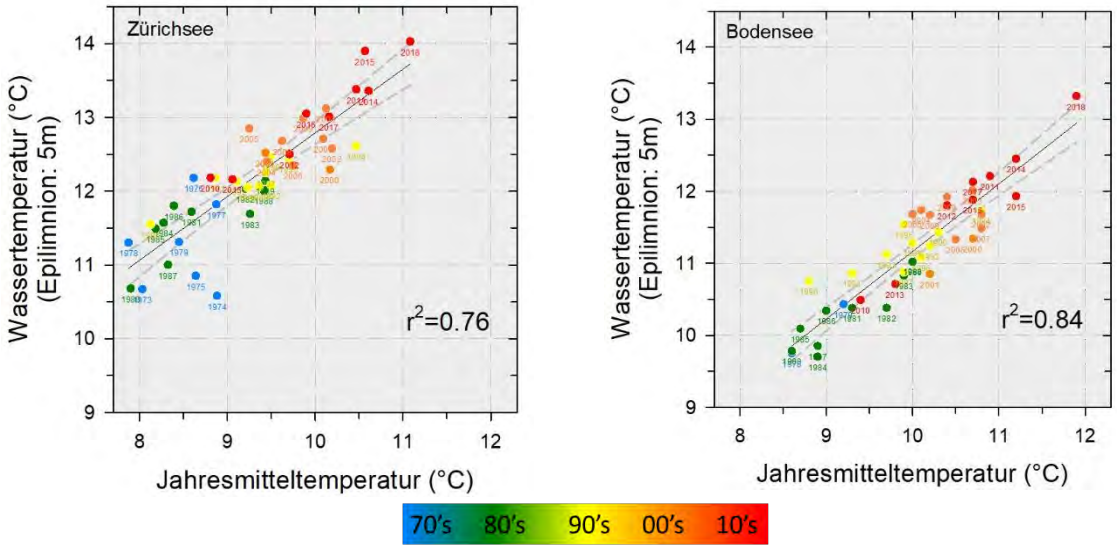

Abbildung 21. Zusammenhang zwischen den Jahresmitteln der Lufttemperatur und der Temperatur des Oberflächenwassers (5 m Wassertiefe) im Zürich- und Bodensee für die Periode 1973-2018 bzw. 1978-2018. Die Trends sind als lineare Regressionen inklusive Prediction intervals angegeben. Probestellen: Thalwil (Zürichsee), Fischbach-Uttwil (Bodensee).

Wie tief greift die Erwärmung in den Seen?

Ein positiv linearer Trend der Wassertemperaturen lässt sich in beiden Seen bis in die tiefsten Wasserschichten erkennen (Abb.22&23), wobei die Korrelationskoeffizienten mit zunehmender Tiefe markant schwächer werden (Abb.22). Im Zürichsee findet man einen hochsignifikanten Trend bis in 40m Wassertiefe, im Bodensee bis in eine Tiefe von 20m. Im Zürichsee lässt sich für alle Tiefenstufen ein linearer Zusammenhang zwischen Luft- und Wassertemperatur finden, hoch signifikant jedoch nur für die Oberflächenzonen (Abb.24). Diese Beobachtung ist nicht überraschend, da die Temperaturentwicklung des Hypolimnions vor allem von Stärke und Intensität der Durchmischungsereignisse abhängt. Auffallend sind in beiden Seen 3 Phasen mit einer Temperaturabnahme, die im gesamten Hypolimnion zu beobachten sind. Livingstone (1997) hat dieses Phänomen als 'Sägezahn'-Muster beschrieben.

Folgen für die thermische Schichtung

Die starke Erwärmung der oberen Wassersäule resultiert in einer räumlichen Vergrösserung des Epilimnions und einer Verschiebung des Metalimnions in grössere Tiefen während stabiler thermischer Schichtungen. Betrachtet man nur die Regressionsgeraden, wird die Temperaturdifferenz zwischen Oberfläche und Tiefenzone immer grösser, da sich das Hypolimnion wesentlich langsamer und teilweise zeitlich versetzt erwärmt (Abb.23).

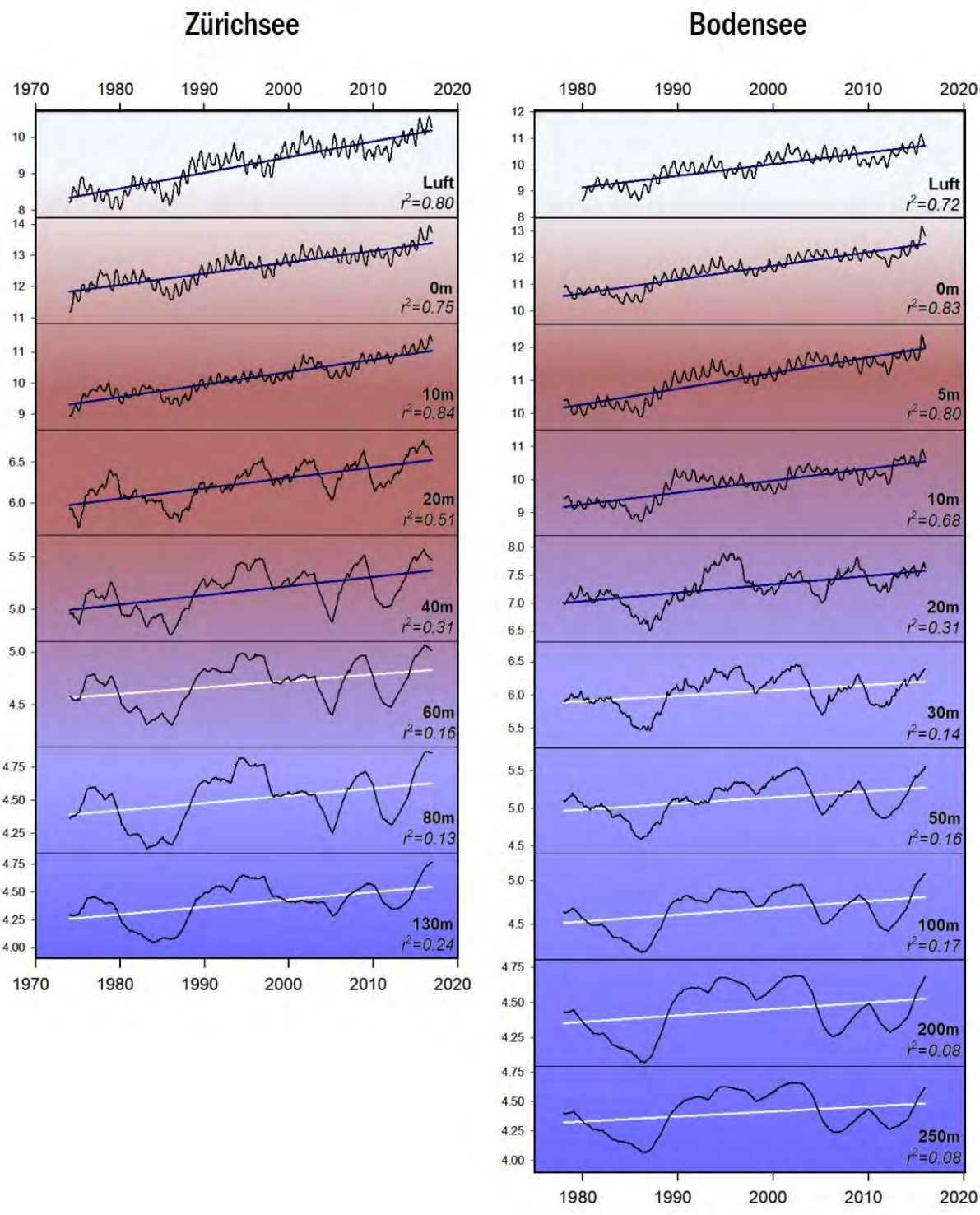

Abbildung 22. Langzeitentwicklung der Lufttemperatur und der Wassertemperaturen (in °C) in verschiedenen Tiefenstufen im Zürichsee (links) und Bodensee (rechts). Kurven: gleitende Mittel (n = 48 Monate) der Monatswerte. Für jeden Graphen wurde eine lineare Regression berechnet und der Regressionswert (r^2) ist angegeben. Blaue Linien: Regressionsgeraden mit $r^2>0.3$, weisse Linien: Regressionsgeraden mit $r^2<0.3$.

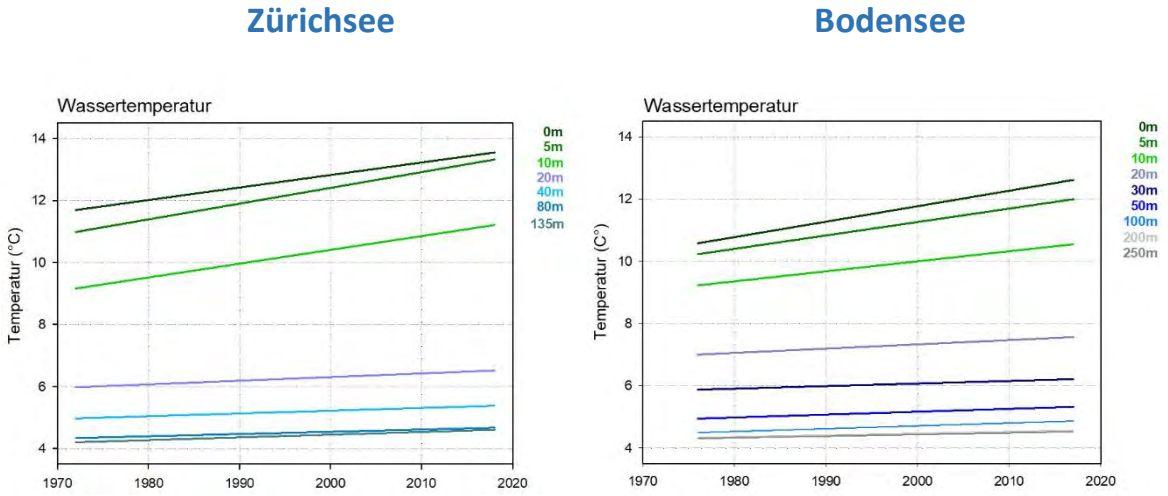

Abbildung 23. Regressionsgeraden der Wassertemperatur-Jahresmittel (in °C) für verschiedene Tiefenstufen im Zürichsee (links) und Bodensee (rechts).

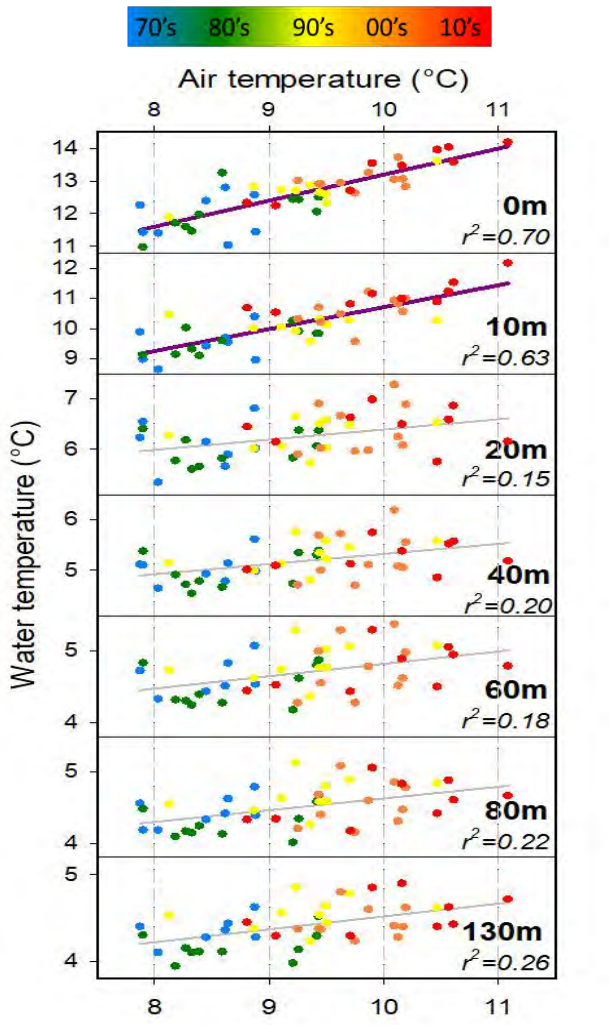

Abbildung 24. Zusammenhang zwischen Lufttemperatur und den Wassertemperaturen in verschiedenen Tiefenstufen im Zürichsee. Die Messjahre der Dekaden seit 1970 sind in unterschiedlichen Farben dargestellt, beginnend mit Blau für die 1970er Jahre bis zu Rot für die 2010er Jahre.

6.3 Zusammenhang Seeerwärmung und saisonale Dynamik

Monomiktische Seen

Beide Seen gelten als monomiktisch, wobei eine vollständige Durchmischung des Wasserkörpers (Holomixis) in den ersten Monaten des Jahres (Januar-April) erfolgen sollte (siehe Schema in Abb.25). Die saisonale Dynamik von Seen in der gemässigten Zone muss in Relation zur saisonalen Entwicklung der Lufttemperaturen gesetzt werden. Wenn man nur den Zeitraum von 1975-2019 betrachtet, ergeben sich für alle Monate positive Trends in der Abweichung vom Mittelwert (n = 45 Jahre). Dieser Zeitraum wurde gewählt, da auch entsprechende Wassertemperaturdaten der gesamten Wassersäule für diesen Zeitraum vorlagen. Statistisch signifikante Trends der Lufttemperaturen (Mann-Kendall Tendenztests) ergaben sich für die Monate April bis August und Oktober-November (Abb.26). Auffällig sind die sehr hohen Abweichungen im Monat April, die bis zu 5.5° C erreichen können.

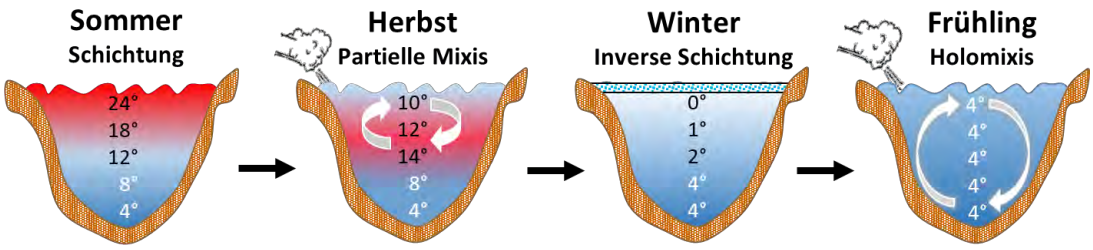

Abbildung 25. Schema der saisonalen Dynamik grosser monomiktischer Seen in der gemässigten Klimazone.

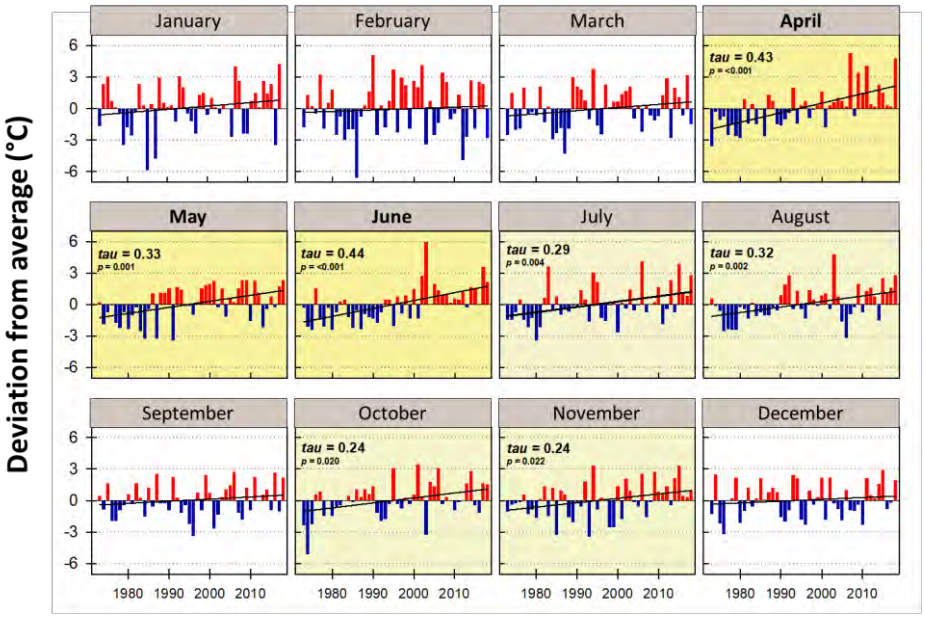

Abbildung 26. Entwicklung der monatlichen Lufttemperaturen von 1975 bis inkl. 2018. Dargestellt sind die Abweichungen der Monatsmittel (in °C) für jedes Jahr gegenüber dem Mittelwert dieses Monats über den gesamten Zeitraum (1975-2018). Monate mit hochsignifikanten Trends ($p<0.001$) sind in dunkelgelb, Monate mit signifikanten Trends ($0.001<p<0.05$) sind in hellgelb dargestellt. Rohdaten: Bundesamt für Meteorologie und Klimatologie MeteoSchweiz.

Verlust der Holomixis

Beide Seen bauen während der warmen Jahreszeit hohe Wärmegehalte auf und gehen daher meist mit einer grossen ‚Wärmelast' in den Winter und in die Phase der Frühjahrsdurchmischung. Herrschen in dieser Periode bereits erhöhte Lufttemperaturen, kommt es zu einer frühen Erwärmung der Oberfläche. Die bestehende Temperaturdifferenz zwischen Oberflächen- und Tiefenwasser erschwert nun eine komplette Durchmischung (Holomixis) der Seen (siehe Schema in Abb.27; Posch et al. 2012, Güde & Straile 2016).

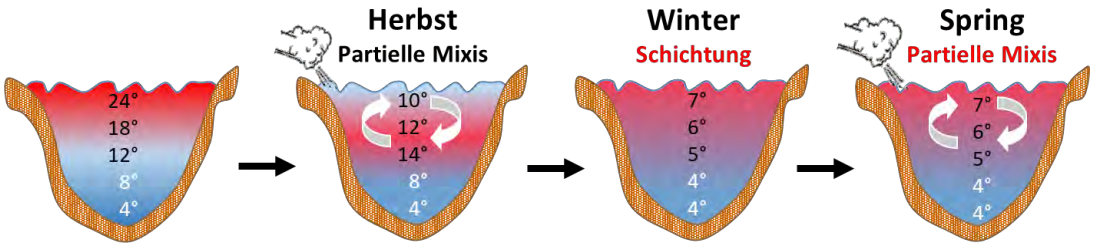

Abbildung 27. Schema der saisonalen Dynamik monomiktischer Seen unter dem Einfluss der Seeerwärmung.

Mixis im Zürichsee

Im Zürichsee wurden in den letzten Jahren teilweise nur mehr Durchmischungstiefen von 70-80m erreicht (Yankova et al. 2017). Aufgrund der Langzeitdaten und früherer Studien gibt es einen empirischen Richtwert für die Sauerstoffkonzentration (6 mg O_2 L^{-1}), die bei einer Holomixis im Zürichsee über Grund erreicht werden kann (Posch et al. 2012). Die Anwendung dieses Richtwerts spiegelt sehr gut die Serie von partiellen Durchmischungen wider (Abb.28). Besonders gravierend war die Periode von 2013 bis inkl. 2017, in denen der Zürichsee eine Folge von fünf Jahren partieller Durchmischung gezeigt hat.

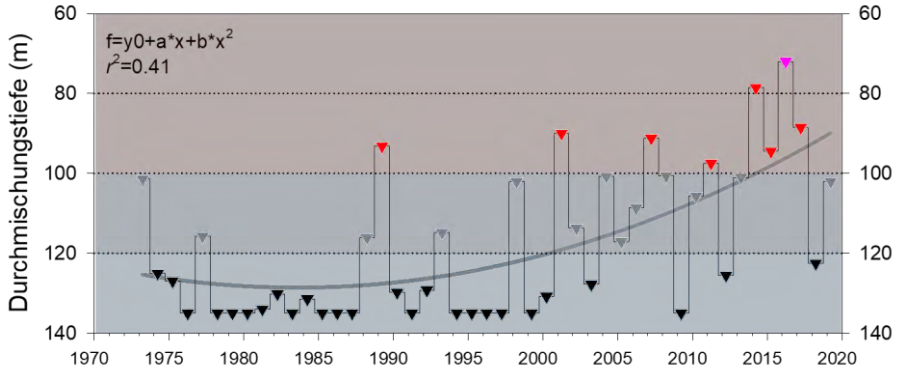

Abbildung 28. Entwicklung der Durchmischungstiefen im Zürichsee von 1973-2019. Als Richtwert wurde jene Tiefe genommen, welche nach der Frühjahrsdurchmischung einen Sauerstoffgehalt von mindestens 6 mg O_2 l^{-1} oder mehr aufgewiesen hat.

Mixis im Bodensee

Betrachtet man die Sauerstoffsituation im Bodensee für den Zeitraum von 1976 bis 1990 so lässt sich ein empirischer Richtwert von circa 9.5 mg O_2 L^{-1} angeben, der bei einer Holomixis über Grund erreicht werden kann (Abb.29). Eine detaillierte Darstellung der Sauerstoffverhältnisse über die gesamte Wassersäule zeigt, dass auch im Bodensee eine Serie von 5 Jahren (2013-1017) extrem schwacher Durchmischungen auftrat (Abb.30). Ebenso wie im Zürichsee wurde im Jahr 2016 die schwächste Durchmischung beobachtet.

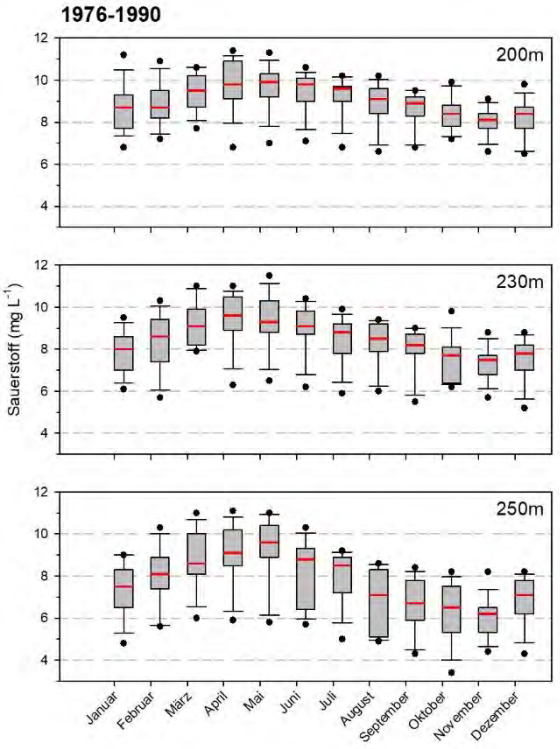

Abbildung 29. Jahresdynamik der Sauerstoffkonzentrationen im Bodensee für den Tiefenbereich von 200-250 m. Um eine Phase zu charakterisieren, die noch schwächer von der Erwärmung des Sees betroffen war, wurden die Messungen der Jahre 1976 bis 1990 ausgewertet. Dargestellt sind die Monatswerte der 15 Messjahre als Box-Whiskerplots. Der graue Bereich umfasst 50% aller Werte. Der Bereich zwischen den Fehlerbalken (Whiskers) zeigt 80% aller Daten, der Bereich zwischen den Punkten umspannt 90% aller Messwerte. Die rote Linie steht für den Median.
Maximalwerte der Sauerstoffkonzentrationen wurden im April und Juni als Folge der Durchmischung erreicht. Folgt man der Dynamik der Mediane, so kann angenommen werden, dass bei einer Holomixis mindestens 9.5 mg O_2 l^{-1} oder mehr im Frühjahr erreicht werden kann.

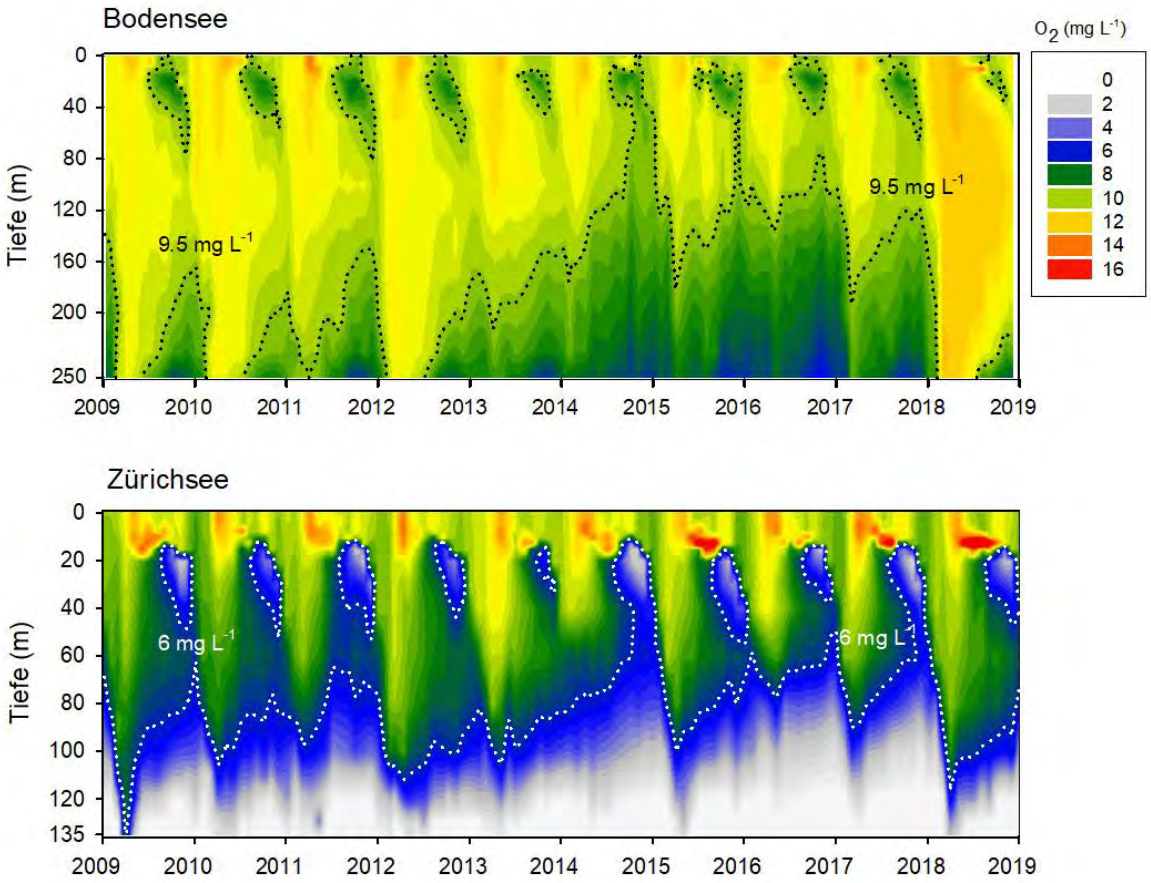

Abbildung 30. Sauerstoffkonzentrationen im Bodensee und Zürichsee für den Zeitraum von 2009 bis 2018. Die Abbildungen basieren auf monatlichen Messungen in den Standardtiefenstufen (siehe Kapitel 3. Methodik). Die gepunkteten Linien zeigen die Indikatorwerte für eine vollständige Durchmischung in beiden Seen (siehe Text). Auffällig ist in beiden Seen die 5 Jahre anhaltende Phase sehr schwacher Durchmischungen von 2013-2017.

6.4 Folgen von Teildurchmischungen für das Hypolimnion

Veränderung Chemismus

Eine unvollständige Durchmischung hat weitreichende Auswirkungen auf den hypolimnetischen Sauerstoffgehalt, den Nährstofftransport vom Hypolimnion in das Epilimnion und auf die Akkumulation von Nährstoffen in der Tiefe. Die Folgen der fünf Jahre mit äusserst schwacher Durchmischung (2013-2017) sind in beiden Seen ersichtlich:

- Die hypolimnetischen Sauerstoffkonzentrationen nahmen sukzessive ab, im Zürichsee herrschten grossteils anaerobe Bedingungen über Grund.
- Die hypolimnetischen Orthophosphat-Konzentrationen stiegen in beiden Seen an, teilweise wohl aufgrund des unzureichenden Transports ins Epilimnion (Abb.31). Im Zürichsee kam es wohl auch zu erhöhten Rücklösungen aus dem Sediment aufgrund der anaeroben Verhältnisse.

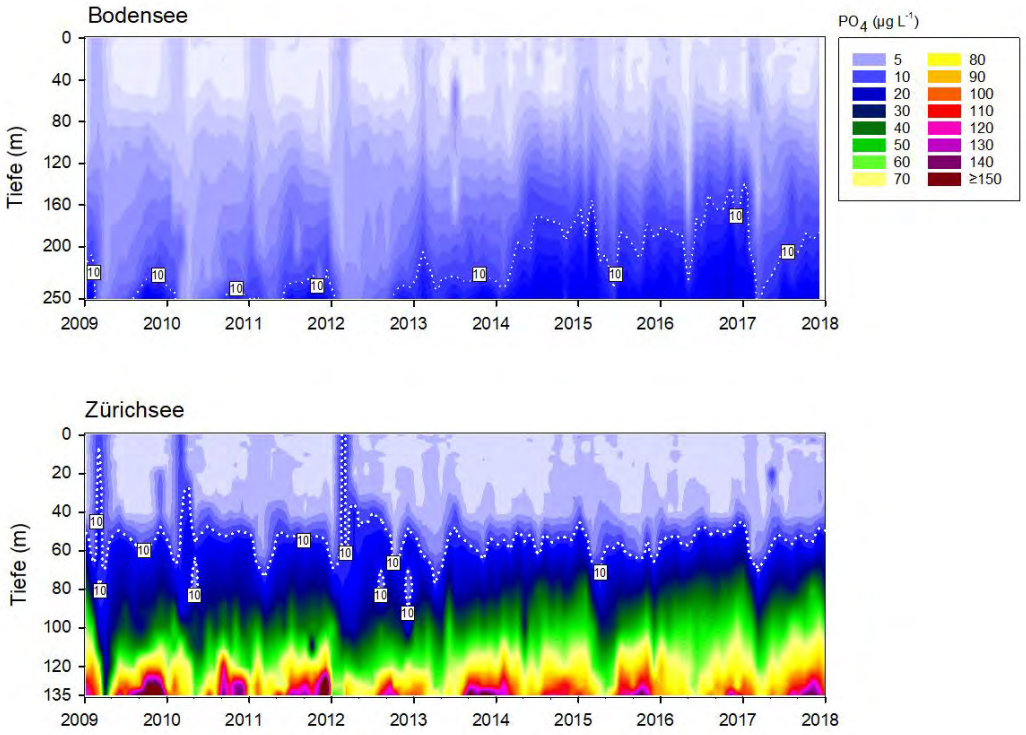

Abbildung 31. Orthophophat (PO_4-P) im Bodensee und Zürichsee für den Zeitraum von 2009 bis 2017. Die Abbildungen basieren auf monatlichen Messungen in den Standardtiefenstufen (siehe Kapitel 3.Methodik). Die gepunkteten Linien zeigen eine Konzentration von 10 µg P l^{-1}. Durch die hohen Sauerstoffkonzentrationen im Hypolimnion des Bodensees (siehe Abb.30) kommt es kaum zu einer signifikanten Rücklösung von Phosphat aus dem Sediment. Im Gegensatz dazu, sind im Zürichsee alljährlich anaerobe Phasen im Hypolimnion zu beobachten (siehe Abb.30). Diese bedingen starke Phosphor-Rücklösungen aus dem Sediment und es werden Maximalkonzentrationen von >150 µg P l^{-1} über Grund erreicht. Aufgrund der schwachen Durchmischungsdynamik kommt es immer häufiger zu einem ungenügenden Transport von Orthophophat ins Epilimnion während des Frühjahrs. Auffällig ist in beiden Seen die 5 Jahre anhaltende Phase sehr schwacher Durchmischungen von 2013-2017 und die damit verbundene Anreicherung von Orthophosphat im Hypolimnion.

6.5 Seeerwärmung und das Nahrungsnetz am Beispiel Zürichsee

Zusätzliche Reoligo-trophierung

Die Folgen der mehrjährigen partiellen Durchmischungen konnten wir zumindest für den Zürichsee klar dokumentieren (Yankova et al. 2017). Es ist anzunehmen, dass ähnliche Phänomene in den meisten grossen und tiefen Seen des Alpenraums auftreten können und wohl auch auftreten werden.

Kurzbeschreibung der Folgen im Zürichsee:

- Partielle Durchmischungen führten zu einer unzureichenden Versorgung des Epilimnions mit Orthophosphat während der Frühjahrsmonate (Abb.32). Dadurch kam es immer öfter zu einer starken Reduktion der 'klassischen' Frühjahrsalgen (Abb.33), in manchen Jahren fast zu einem völligen Ausbleiben der Frühjahrsblüten der Algen (Yankova et al. 2017). Da dieser erste Peak der Algen die Basis für viele Konsumenten (Einzeller & Kleinkrebse) ist, ergab sich in manchen Jahren eine starke Reduktion auch dieser Trophiestufe. Es ist zu erwarten, dass ein Ausbleiben von Algen-Frühjahrsblüten schlussendlich das gesamte Nahrungsnetz in einem See stark schwächt.
- Die Serie von partiellen Durchmischungen führte also zu einer zusätzlichen und plötzlich verstärkten Reoligotrophierung des Zürichsees (Abb.32).
- Die hypolimnetischen Orthophosphat-Konzentrationen stiegen in diesem Zeitraum leicht an.
- Grosse Mengen der winterlichen *Planktothrix rubescens* Population überstanden die Durchmischung und schichteten sich bereits im Frühjahr ins Metalimnion ein.

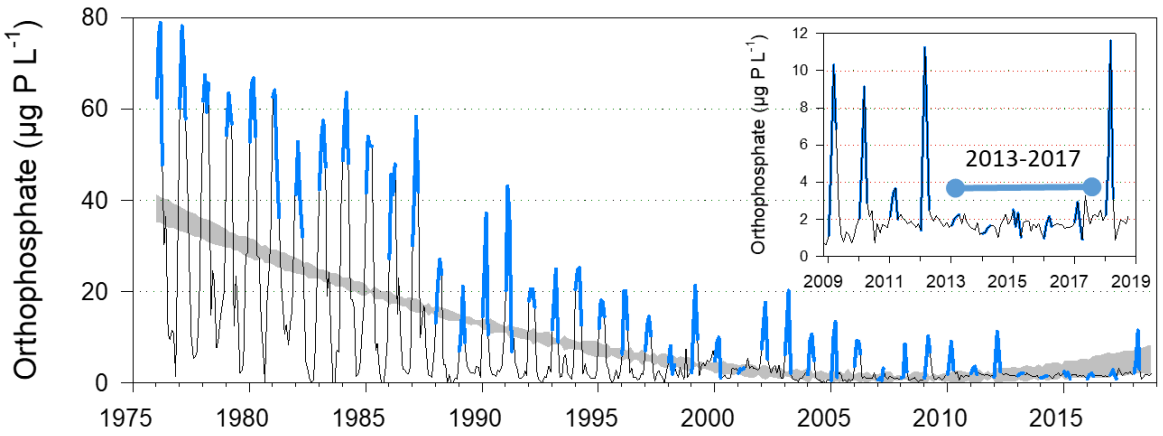

Abbildung 32. Langzeitentwicklung der epilimnetischen (0-20m) Orthophosphat-Konzentrationen im Zürichsee. Die blauen Linien zeigen die Frühjahrswerte (Januar-April) welche das Ergebnis der Mixis widerspiegeln, d.h. den Transport von Orthophosphat vom Hypo- ins Epilimnion. Als Insert ist die Situation für die letzen 10 Jahre dargestellt (2009-2018). Im Zeitraum von 2013 bis 2017 ist es aufgrund der Teildurchmischungen zu keiner messbaren Anreicherung des Epilimnions mit Orthophosphat gekommen. Verändert nach Yankova et al. (2017).

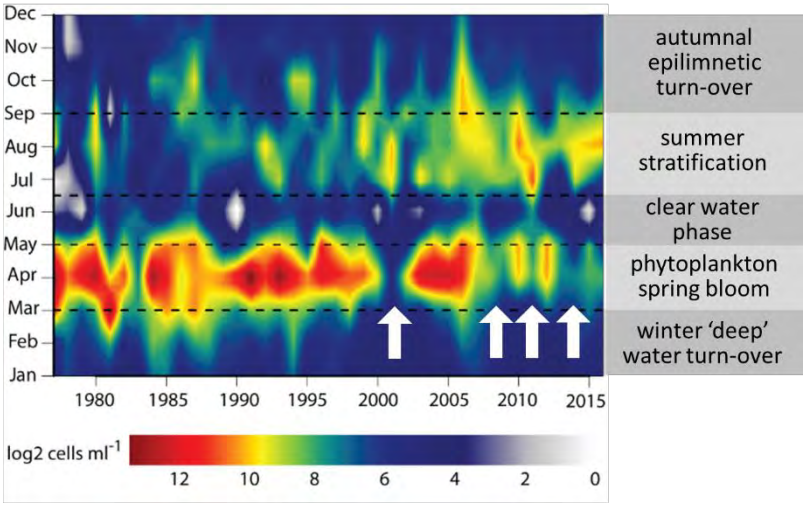

Abbildung 33. Langzeitdynamik zentrischer Kieselalgen für den Zeitraum von 1975 bis 2016. Kieselalgen der Gattungen *Cyclotella* und *Stephanodiscus* stellten üblicherweise wichtige Komponenten der Algen-Frühjahrsblüten im Zürichsee dar. Auffällig ist der starke Rückgang in der Abundanz der zentrischen Kieselalgen seit dem Jahr 2007. Aus Yankova et al. (2017).

Gesellschaftliche Relevanz der Veränderungen

Da im Zeitraum 2013-2017 teilweise die Fangerträge der Berufsfischer stark abnahmen, entstand rasch eine öffentliche 'Diskussion' (v.a. getrieben von manchen Medien) über folgende Fragen:

- Ist der Zürichsee mittlerweile 'zu sauber' und ist die Sanierung bezüglich Phosphor durchgeführt worden, ohne eine Untergrenze zu setzen?
- Ist in Zukunft eine künstliche Anreicherung mit Phosphor nötig?

In dieser 'Diskussion' wurde vorerst nicht erwähnt und beachtet, dass die beobachtete zusätzliche Reoligotrophierung ein Effekt der Seenerwärmung ist. Das Amt für Abfall, Wasser, Energie und Luft (AWEL) versuchte in einem grösseren Zeitungsartikel (NZZ) die Zusammenhänge mit der Seenerwärmung darzustellen.

7. Hochauflösende Messungen zu *Planktothrix rubescens* im Zürichsee ab 2010

7.1 Das Metalimnion als Habitat für *P. rubescens*

Warum lebt* P. rubescens *im Metalimnion?

Das Metalimnion (Sprungschicht oder Thermokline) bildet eine physikalisch abgegrenzte Zone zum turbulenten Bereich des Epilimnions. Sobald sich im Zürichsee ein relativ stabiles Metalimnion ausgebildet hat, schichtet sich *P. rubescens* in diesem Habitat ein. *Planktothrix rubescens* ist Schwachlicht-adaptiert (siehe unten) und an die sehr geringen Lichtintensitäten innerhalb des Metalimnions angepasst. Die Lichtintensitäten im Epilimnion während des Sommers liegen über dem Optimum von *P. rubescens* und würden sogar zu einer Wachstumshemmung bzw. zum Tod der Filamente führen. Daher stellt die turbulente Zone des Epilimnions während der warmen Jahreszeit keinen adäquaten Lebensraum für das Cyanobakterium dar.

Hochauflösende Messungen

Die Daten bezüglich Entwicklung und Dynamik des Metalimnions beruhen auf unseren zweiwöchentlichen Messungen mittels Messsonden seit dem Jahr 2010. Die Sonden wurden langsam an einer Motor-getriebenen Seilwinde abgesenkt, wobei die Geschwindigkeit so angepasst war, dass wir mindestens 4-10 Messungen pro Meter Tiefenstufen erhielten. Folgende Parameter wurden für dieses Thema ausgewählt: Wassertemperatur (°C), *P. rubescens* spezifisches Chlorophyll *a* (µg L^{-1}), und PAR (photosynthetisch aktive Strahlung, µMol m^{-2} s^{-1}).

7.2 Zusammenhang Metalimnion und Lichtbedingungen

Definition des Metalimnions

Bevor die Dynamik für die Jahre 2010 bis 2019 dargestellt wird, zeigen wir in Abbildung 34 am Beispiel des Probenjahres 2016 die Arbeitsschritte für die Erstellung der Übersichtsgraphen. In Abbildung 34A sind die Rohdaten der ganzjährlichen Temperaturmessungen für die Wassersäule von 0 m bis 25 m dargestellt. In der Literatur findet man sehr unterschiedliche Werte für die Definition des Metalimnions, von 0.25-1.5°C Temperaturabnahme pro Meter Tiefe. Daher erfolgt unsere Darstellung als Contourplot, mit einem Gradienten beginnend bei 0.25°C m^{-1} bis zu einem Maximum von 3°C m^{-1} (Abb.34B). Dadurch wird die Schichtdicke und die Intensität der Gradienten klarer ersichtlich. Ausgehend von der räumlichen und saisonalen Verteilung von *Planktothrix* (Abb.34C), ermittelten wir die aktuelle Tiefe der maximalen Konzentration für jeden Probentag (Abb.34D).

Lichtklima im Metalimnion

Des Weiteren konzentrierten wir uns bei den Lichtprofilen (Abb.34E) auf drei spezifische Strahlungsintensitäten (Abb.34F). Der photosynthetische Kompensationswert liegt für *Planktothrix rubescens* bei 0.8 µMol m^{-2} s^{-1} (Walsby et al. 2004). Bei diesem Wert ergibt sich kein Wachstum, da Respirations- und Produktionsraten gleich gross sind. Bei dieser Lichtintensität sollte ein Grossteil der *Planktothrix*-Population gezwungen sein, mit Hilfe von Gasvesikeln in der Wassersäule aufzusteigen. Für eine Lichtintensität von 6.5 µMol m^{-2} s^{-1} wurde festgestellt, dass mindestens 50% der *Planktothrix*-Population in der Wassersäule schweben und somit in der aktuellen Tiefe verbleiben. Die Tiefe, welche 6.5 µMol m^{-2} s^{-1} aufweist, wurde daher als 'neutral buoyancy depth' bezeichnet (Walsby et al. 2004). Bei einer Lichtintensität von 25 µMol m^{-2} s^{-1} wurden zwar die höchsten Wachstumsraten ermittelt, jedoch führt die Anreicherung von Kohlehydraten in den Cyanobakterienzellen zu einer Erhöhung der Masse und daher zu einem Absinken der *Planktothrix*-Filamente.

Um die gesamte oben genannte Information für jedes Probenjahr zu zeigen, arbeiten wir mit 2 Graphen pro Jahr. Im ersten Graphen wird das Metalimnion präsentiert in Kombination mit einem Liniengraphen der zeigt, in welcher Tiefe sich das Maximum von *P. rubescens* befand (Abb.34G). Im zweiten Graphen zeigen wir die drei wichtigen Lichtintensitäten zusammen mit einem Liniengraph, der ebenso die Tiefe des *P. rubescens* Maximum zeigt, allerdings auch noch die tatsächliche Populationsgrösse (Abb. 34H).

Abbildung 34 – Siehe Seite 37. Arbeitsschritte für die Darstellung des Metalimnions in Zusammenhang mit *P. rubescens* und den Lichtbedingungen am Beispieljahr 2016. Die Daten beruhen auf zweiwöchentlichen Messungen von Tiefenprofilen zwischen 0-25m. **A)** Temperaturprofile gemessen mittels YSI-Sonde. **B)** Temperaturgradienten in 1m Schritten. **C)** *Planktothrix rubescens* spezifisches Chlorophyll *a* gemessen mittels BBE FluoroProbe Sonde. **D)** Tiefe der maximalen *P. rubescens* Konzentration und Angabe des Maximalwertes über Symbolgrösse. **E)** PAR (photosynthetisch aktive Strahlung) gemessen mittels LICOR Kugelsensor. **F)** Darstellung der für *P. rubescens* relevanten Lichtintensitäten – für Details siehe Haupttext. Die Graphen **A)-F)** zeigen die Daten für das gesamte Probenjahr. Für alle folgenden Graphen wird nur die Metalimnion-relevante Periode von Tag 60 bis Tag 360 gezeigt, d.h. **G)** die Temperaturgradienten in 1m Schritten und **H)** die Kombination aus *P. rubescens* Maxima mit den relevanten Lichtintensitäten. © Posch & Knapp (unpublished).

→

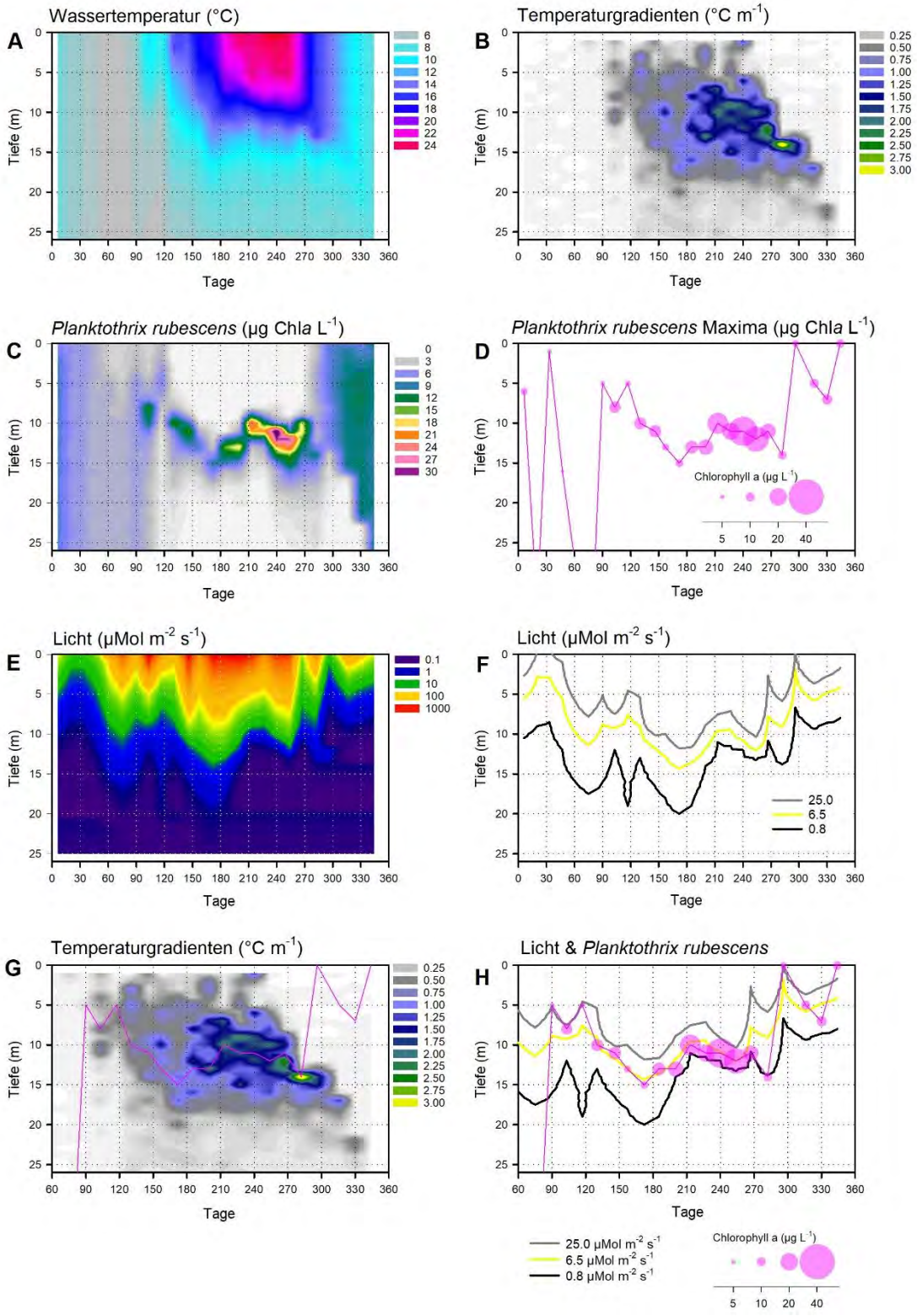

Abbildung 34. Beschreibung siehe Seite 36.

7.3 Dynamik des Metalimnions und von *P. rubescens* in den Jahren 2010-2019

Bildung des Metalimnions

Meist bildet sich ein erstes Metalimnion in der Periode Kalendertag 110-130 (Kalendertag 120: Mai). Es gibt jedoch grosse Unterschiede innerhalb der letzten 10 Jahre bezüglich Entstehung und räumlicher Ausdehnung des Metalimnions im Frühjahr (Abb.35&36). Kurzfristige Kältephasen im Frühjahr können zu einer Auflösung der noch sehr instabilen Schichtungsverhältnisse führen. Die ersten Ansätze zu einer Thermokline sind meist in einem Tiefenbereich von 2-15m zu finden. Eine Ausnahme bildet das Jahr 2019, in welchem zwar ab dem Tag 120 ein Metalimnion erkenntlich war, allerdings erst ab einer Tiefe von 15m (Abb.36).

Einschichtung von P. rubescens

Der Wachstumserfolg von *P. rubescens* im Frühjahr scheint von zwei wesentlichen Faktoren abzuhängen:

1) Wieviel der *P. rubescens* Population hat die Durchmischungsphase überlebt bzw. befindet sich bereits in den oberen Wasserschichten. Der Zusammenhang zwischen Durchmischungstiefe und der Populationsdynamik von *P. rubescens* wurde bereits im Kapitel 1.2 beschrieben.

2) Findet *P. rubescens* im Frühjahr ein einigermassen stabiles Metalimnion mit adäquaten Lichtbedingungen vor?

Ad2) Ein interessantes Beispiel hierfür stellt das Jahr 2019 dar. Es kam zu einer sehr späten Bildung einer Sprungschicht (allerdings in 15m Tiefe!) sowie zu einem mehrfachen Verlust der Schichtung. Zudem waren die Lichtbedingungen in dem tief gelegenen Metalimnion völlig unzureichend für *P. rubescens*. Das Aufsteigen ins turbulente Epilimnion bewirkte innerhalb kürzester Zeit einen Zusammenbruch der bestehenden *P. rubescens* Population (Abb.36).

Saisonale Dynamik des Metalimnions

Mit zunehmender Erwärmung und Ausdehnung des Epilimnions wird das Metalimnion weiter in die Tiefe verlagert. *Planktothrix rubescens* befindet sich meist in der Kernzone oder an der unteren Grenze des Metalimnions. Gegen den Herbst hin nehmen die Strahlungsintensitäten im Metalimnion ab und *P. rubescens* ist gezwungen, an die obere Grenze des Metalimnions zu wandern. Im Spätherbst scheint *P. rubescens* den idealen Lichtbedingungen zu folgen, was allerdings bedingt, dass die Cyanobakterien in die turbulente Zone des Epilimnions gedrückt werden. In diesem Zeitraum sind auch die oberflächlichen Massenansammlungen im Zürichsee zu beobachten. An sehr sonnigen Herbsttagen übersteigen die Strahlungsintensitäten bei weitem das Optimum von *P. rubescens* im Epilimnion. An diesen Tagen beobachten wir ein ausgeprägtes Aggregationsverhalten der Einzelfäden und die Bildung von makroskopischen Flocken an der Wasseroberfläche, jedoch auch in tieferen Wasserschichten. Inwieweit dies ein Schutzmechanismus vor der intensiven Strahlung oder sogar ein Mechanismus ist, um schneller als Aggregat in die Tiefe zu gelangen, ist immer noch völlig unerforscht.

Neutral buoyancy depth

Betrachtet man die Dynamik aller Probenjahre (2010-2019) so lässt sich die vertikale Positionierung des Populationsmaximums primär über die idealen Lichtintensitäten erklären. Allerdings ist die saisonal frühe Ausbildung eines stabilen Metalimnions ein entscheidender Faktor für das weitere Wachstum innerhalb eines Jahres.

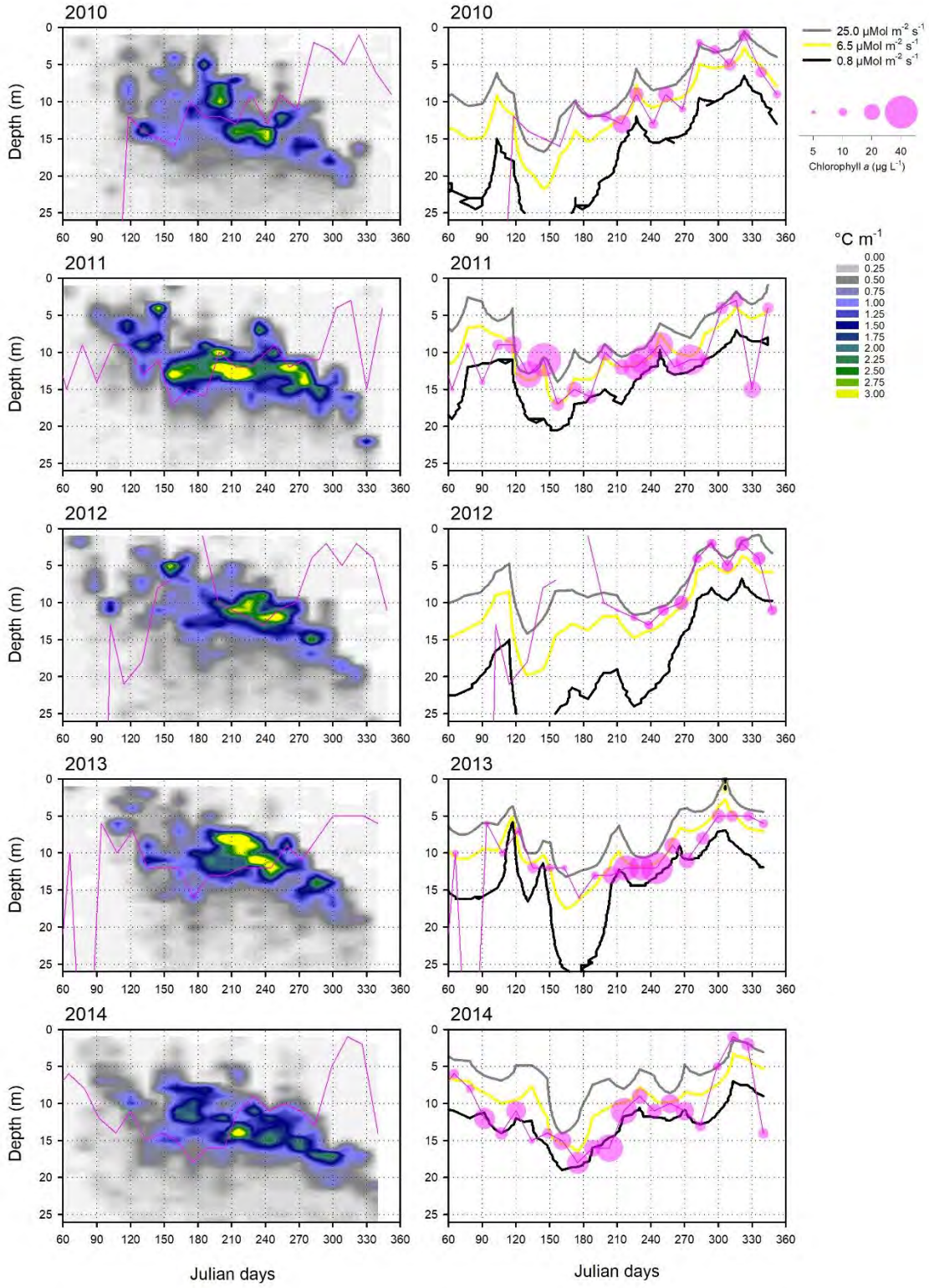

Abbildung 35. Zusammenhang zwischen Metalimnion, Lichtbedingungen und *Planktothrix rubescens* für die Jahre 2010-2014 (zweiwöchentliche Messprofile). Linke Graphen: Saisonale Entwicklung des Metalimnions und Tiefe des *P. rubescens* Maximums (rosa Linie). Rechte Graphen: Die drei entscheidenden Lichtbedingungen sowie Tiefe und Grösse des *P. rubescens* Maximums. Tag 60 entspricht circa Anfang März. © Posch & Knapp (unpublished).

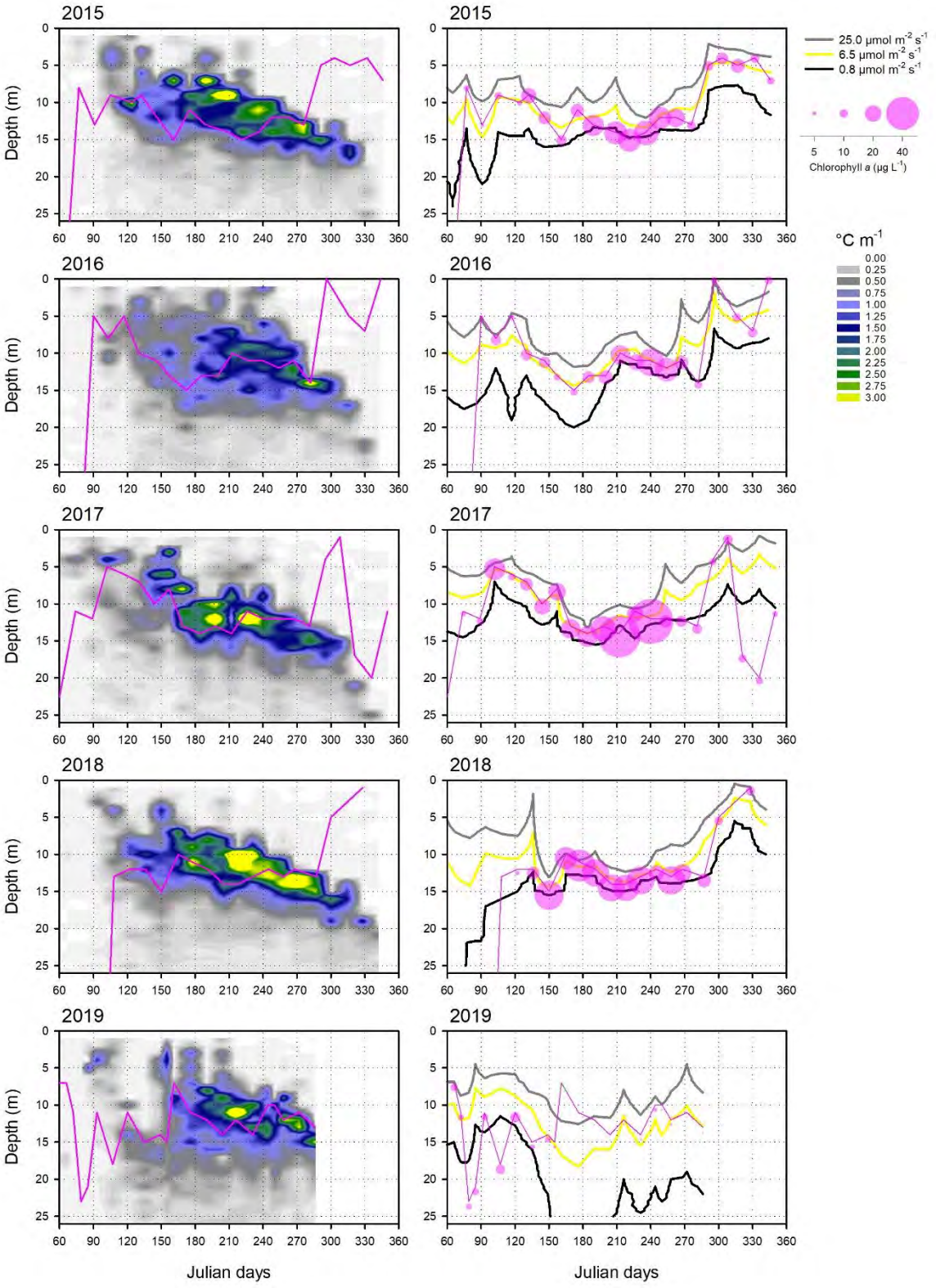

Abbildung 36. Zusammenhang zwischen Metalimnion, Lichtbedingungen und *Planktothrix rubescens* für die Jahre 2015-2019 (zweiwöchentliche Messprofile). Linke Graphen: Saisonale Entwicklung des Metalimnions und Tiefe des *P. rubescens* Maximums (rosa Linie). Rechte Graphen: Die drei entscheidenden Lichtbedingungen sowie Tiefe und Grösse des *P. rubescens* Maximums. Tag 60 entspricht circa Anfang März. © Posch & Knapp (unpublished).

8. Massenentwicklung von *Planktothrix rubescens* im Bodensee im Jahr 2016

8.1 Dynamik im Jahr 2016

Beobachtungen seit 1993

Gemäss den Phytoplanktonuntersuchungen des ISF Langenargen (Integralproben zwischen 0 bis 20 m) wurde *Planktothrix rubescens* seit dem Jahr 1993 immer wieder in geringen Dichten an der Probenstelle Fischbach-Uttwil gefunden (<230 Zellen pro Milliliter in den Jahren 1993, 2007, 2009, 2010 und 2011). Im Gegensatz dazu wurde die Art *Planktothrix agardhii* in wesentlich mehr Beprobungen entdeckt (in den Jahren 1986, 2006, 2008, 2010 und von 2012 bis 2016). Mit dem Erscheinen von *P. rubescens* ab dem Jahr 2016 konnte jedoch *P. agardhii* nicht mehr nachgewiesen werden. Soweit uns bekannt, beruhen die Zählungen auf Lugol-fixierten Wasserproben, wodurch eine rein mikroskopische Unterscheidung der doch sehr ähnlichen Arten nicht erleichtert wird.

Massenent-wicklung im Jahr 2016

Auffällig wurde das Vorkommen von *P. rubescens* im Bodensee im September 2016. In den Folgemonaten wurden Dichten bis zu 5500 Zellen pro Milliliter für die Probenstelle Fischbach-Uttwil bestimmt (Abb.37). Aufgrund der beginnenden oberflächlichen Herbstdurchmischung kam es zu sichtbaren Akkumulationen der Cyanobakterien an der Wasseroberfläche. Dieses Phänomen wurde von der Öffentlichkeit wahrgenommen und von der Presse vielfach berichtet (z.B. Südkurier, 2.11.2016, *'Burgunderblut-Alge breitet sich im Bodensee aus'*). Aus einer Powerpoint-Präsentation von Prof. Karl-Otto Rothhaupt (2016) geht hervor, dass die Entwicklung der *P. rubescens* Population auch im Überlinger See zu beobachten war. Zudem gab es dort schon ab Anfang Juli Anzeichen für das Wachstum des Cyanobakteriums (Abb.38).

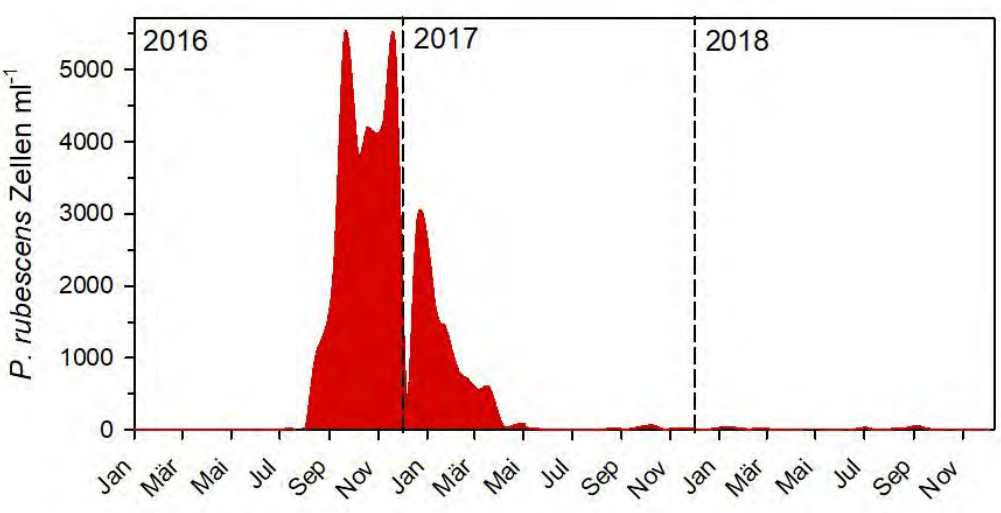

Abbildung 37. Plötzliches Massenaufkommen von *Planktothrix rubescens* im Bodensee an der Probenstelle Fischbach-Uttwil im Jahr 2016. Die Daten beruhen auf Integralproben (0-20m) und mikroskopischen Zählungen von Lugol-fixierten Proben (© ISF Langenargen).

Entwicklung seit 2016

Nach 2016 trat *P. rubescens* nicht mehr in grossen Zahlen auf. Unsere eigenen Beprobungen im Jahr 2018 haben gezeigt, dass allerdings einzelne Filamente selbst an der Probenstelle Fischbach-Uttwil zu finden waren. Dadurch war es uns möglich, erste Isolate von *P. rubescens* aus dem Bodensee zu gewinnen (siehe Kapitel 8.3).

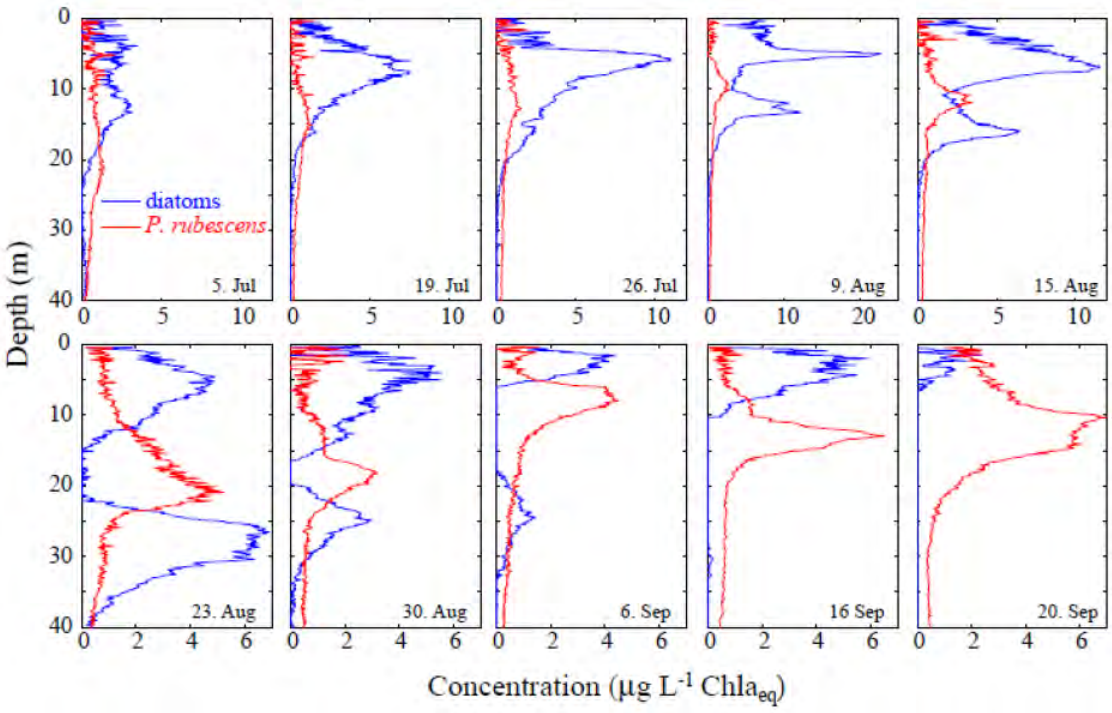

Abbildung 38. Entwicklung von *Planktothrix rubescens* im Überlinger See im Jahr 2016. Die Abbildung zeigt *in situ* Sondenmessungen der spezifischen Chlorophyll *a* Konzentrationen. Die Abbildung entstammt aus einer Powerpoint-Präsentation von Prof. Karl-Otto Rothhaupt (2016) für die Jahreshauptversammlung 2016 des Internationalen Bodensee Fischereiverbands (*iwgb.net › wp-content › uploads › Die-Burgunderblutalge*).

8.2 Das Metalimnion im Bodensee als mögliches Habitat für *P. rubescens*

Datenlage

Für die Analyse der saisonalen Dynamik des Metalimnions braucht es zeitlich und räumlich hochauflösende Temperatur-Messprofile. Für den Bericht standen uns bezüglich Bodensee diese Daten nur für den Zeitraum von 2015 bis 2018 zur Verfügung. Diese Periode ist jedoch höchst interessant, da es im Jahr 2016 zur Massenentwicklung von *P. rubescens* kam.

Vergleich zum Zürichsee

Im Vergleich zum Zürichsee sind zwei Aspekte des Metalimnions im Bodensee auffällig (Abb.39). (i) Einerseits kam es in den Jahren 2015 bis 2017 fast 30 Tage später zur Bildung eines relativ stabilen Metalimnions, d.h. erst erst ab dem Tag 150 (Anfang Juni). Im Jahr 2018 bildete sich fast einen Monat früher eine stabile thermische Schichtung aus. In diesem Jahr wurden auch die höchsten Abweichungen in den Lufttemperaturen registriert (siehe Kapitel 6.1). (ii) In allen vier Jahren war das Metalimnion im Bodensee weniger kompakt bezüglich räumlicher Ausdehnung und weniger stabil (Abb.39). Das heisst es kam immer wieder zu Abschwächungen in der thermischen Schichtung. Diese Instabilität des potentiellen Habitats ist prinzipiell ungünstig für den Aufbau einer Massenentwicklung von *P. rubescens*. Dies lässt sich sehr gut an der Dynamik von *P. rubescens* im Zürichsee für das Jahr 2019 zeigen (siehe Abb.36).

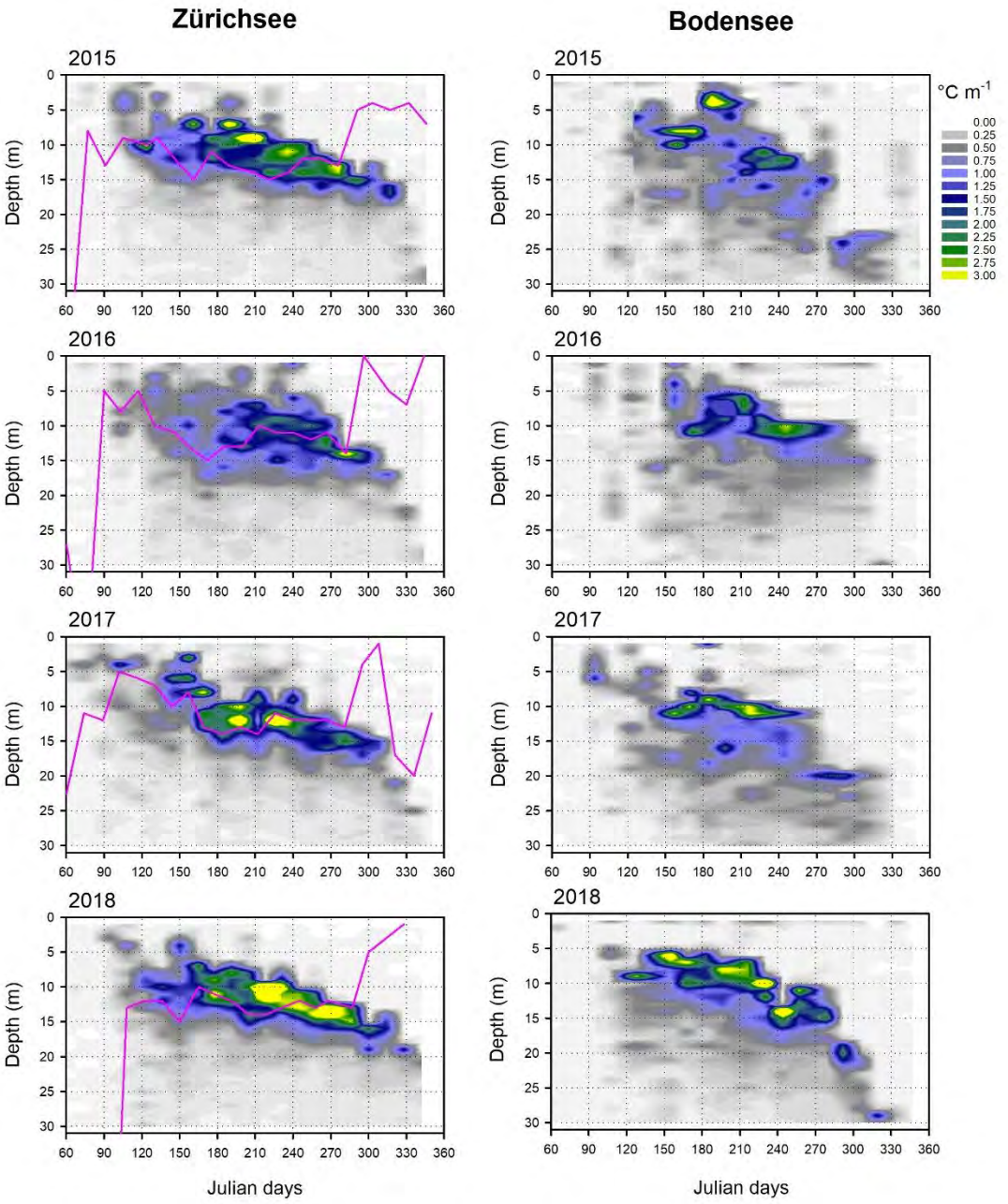

Abbildung 39. Saisonale Dynamik des Metalimnions im Zürichsee (linke Graphen) und Bodensee (rechte Graphen) für die Probenjahre 2015-2018. Die Farben spiegeln die Temperaturunterschiede pro Meter Tiefenstufe wider (°C m^{-1}). Für den Zürichsee ist ebenso die Tiefe des *Planktothrix rubescens* Maximum angegeben (rosa Linien). © Posch & Knapp (unpublished).

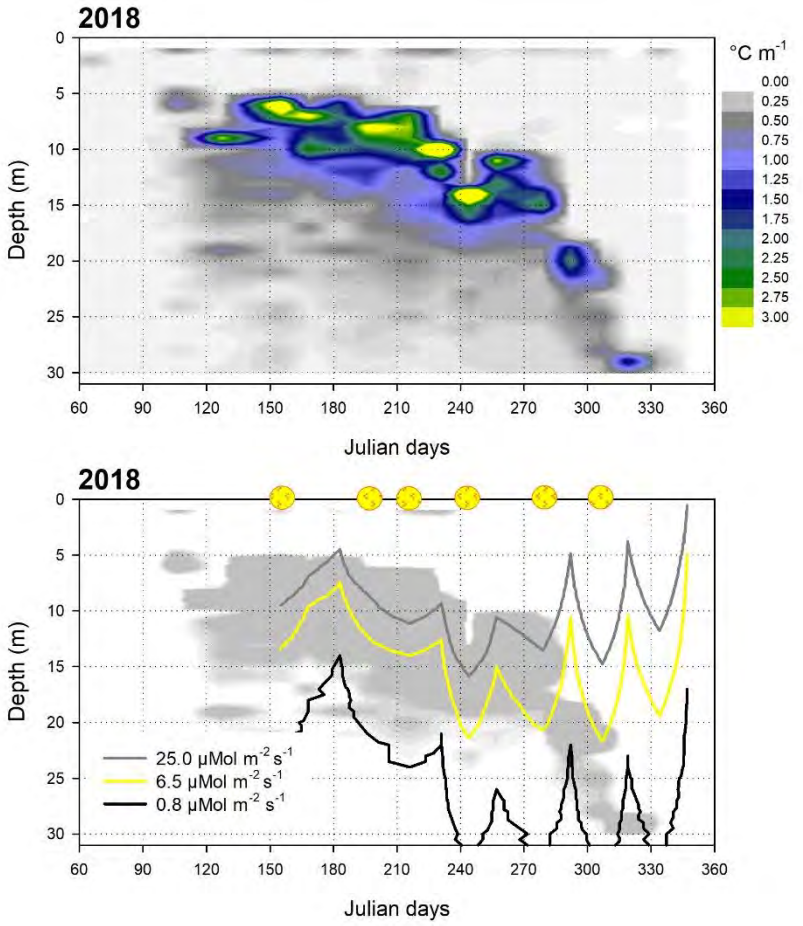

Abbildung 40. Oberer Graph: Entwicklung des Metalimnions im Jahr 2018. Dargestellt sind die Temperaturunterschiede in °C pro Meter Tiefenstufe. Unterer Graph: Lichtklima im Bodensee im Jahr 2018. Grau hinterlegt ist die Struktur des Metalimnions. Die gelben Kreise symbolisieren sehr sonnige Tage. © Posch & Knapp (unpublished).

Lichtbedingungen im Metalimnion des Bodensee

Leider standen uns nur für das Jahr 2018 Messungen zum Lichtklima im Bodensee zur Verfügung. Die Auswertung zeigt auf, dass theoretisch adäquate Lichtbedingungen im Metalimnion zu finden sind (Abb.40). Dargestellt sind die drei entscheidenden Lichtintensitäten für *Planktothrix rubescens*. Bei 25 µMol m^{-2} s^{-1} sollte ein Grossteil der Population zu sinken beginnen, bei 6.5 µMol m^{-2} s^{-1} ein Grossteil die Position halten. Die Lichtintensität von 0.8 µMol m^{-2} s^{-1} gilt als Kompensationspunkt, d.h. Respiration und Produktion sind äquivalent. Bei dieser Intensität beginnt ein Grossteil der Population in der Wassersäule aufzusteigen. Auffällig sind die grossen Schwankungen der Lichtbedingungen in der Wassersäule und die teilweisen grossen Eindringtiefen der Strahlung (Abb.40). Die Wanderungsgeschwindigkeit (Aufsteigen und Absinken in der Wassersäule) von *P. rubescens* erscheint zu gering, um in so kurzer Zeit, solchen Amplituden folgen zu können.

8.3 Erste genetische Untersuchungen

Gasvesikel-Genotypen im Zürichsee

Basierend auf den Forschungsergebnissen von Walsby et al. (1998) und Beard et al. (1999) ist es möglich, anhand der Gasvesikel codierenden Gene einzuschätzen, welche Durchmischungstiefe ein *Planktothrix* Filament ohne Schaden zu nehmen überstehen kann. Für den Zürichsee wurden 3 Gasvesikel Genotypen nachgewiesen (Beard et al. 1999). Diese produzieren Gasvesikel welche einem maximalen Druck entsprechend einer Durchmischungstiefe von ca. **80m** für **GV1**, **70m** für **GV2** und **100m** für **GV3** widerstehen können (Bright & Walsby 1999). Ausserdem wurden für verschiedene Nordische Seen weitere Genotypen nachgewiesen. **GV4** übersteht einen maximalen Druck entsprechend ca. **80m** Wassertiefe, **GV5** und **GV6** entsprechen ca. **50m**, wobei die beiden letzteren bisher nur für *P. agardhii,* also dem grünen Ökotyp beschrieben wurden.

Gasvesikel-Genotypen im Bodensee

Nach ersten genetischen Untersuchungen an 92 Einzelfilamenten konnten 2 **Gasvesikel Genotypen für den Bodensee** nachgewiesen werden, **GV2** und **GV3** (Abb.41). Über 80% der untersuchten Filamente entsprachen dem robustesten Genotypen GV3. Es lässt sich also vermuten, dass der Grossteil der «Bodensee *Planktothrix»* Populationen eine Durchmischungstiefe von ca. 100m unbeschädigt überstehen kann. Ähnlich der Situation im Zürichsee könnte demnach auch im Bodensee eine Serie von extrem durchmischungsschwachen Jahren zu einer stetigen Akkumulation der *Planktothrix* Populationen führen. Das Vorkommen bisher unbekannter Gasvesikel Typen, die Durchmischungstiefen über 100m überstehen könnten, ist eher unwahrscheinlich. Die maximale vertikale Distanz die ein einzelnes *Planktothrix* Filament durch Auftrieb zurücklegen kann beträgt 1m pro Tag (Walsby 2005). Dementsprechend würden Filamente, die über 100m in die Tiefe gedrückt wurden, mehr als 3 Monate benötigen, um sich wieder im Metalimnion einzuschichten. In diesem Zeitraum setzt oft bereits die partielle herbstliche Mixis ein welche das Metalimnion auflöst. Somit würden diese Filamente nicht zum Populationswachstum beitragen (Walsby et al. 2006).

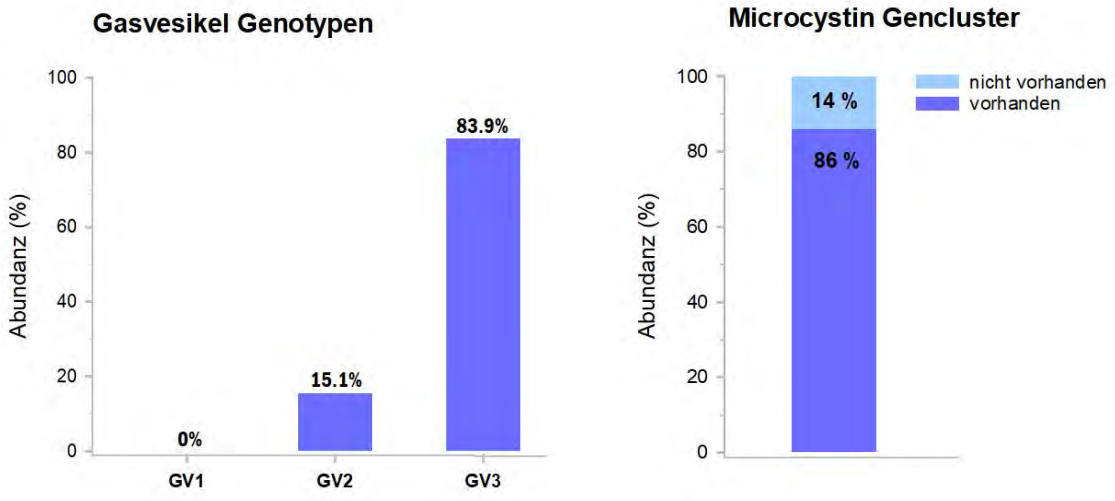

Abbildung 41. Links: Prozentuale Verteilung der Gasvesikel Genotypen von 92 getesteten *Planktothrix rubescens* Filamenten aus dem Bodensee. Rechts: Anteile getesteter Filamente bei welchen das Microcystin Cluster nachgewiesen werden konnte bzw. nicht vorhanden war.

Microcystin-produzierende Genotypen

Dieselben 92 Einzelfilamente wurden zusätzlich daraufhin untersucht, ob sie das Microcystin codierende Gencluster enthalten. Das Vorhandensein dieses Genclusters bildet die Grundvoraussetzung für die Synthese von Microcystin. Es zeigte sich, dass 86% der untersuchten Filamente im Besitz des Microcystin Genclusters und dadurch potentiell toxisch waren (Abb.41). Es können jedoch Mutationen innerhalb dieses Genclusters auftreten, wodurch die Synthese von Microcystin verhindert wird (Kurmayer et al. 2016). Im Zürichsee wie in weiteren untersuchten «*Planktothrix* Seen» konnten solche Mutationen bisweilen aber nur in sehr geringer Frequenz nachgewiesen werden (Chen et al. 2016, Garneau et al. 2015, Ostermaier & Kurmayer 2009). Ob dies auch im Bodensee der Fall ist, werden weitergehende Untersuchungen zeigen. Bis anhin sollte davon ausgegangen werden, dass im Bodensee der Grossteil der *Planktothrix* Populationen Microcystine bilden kann.

9. Gründe für und wider weiterer Massenentwicklungen - Schlussfolgerung

Fördernde Faktoren

+ Manche Bereiche des Bodensee-Obersee (z.B. Bregenzer Bucht, Überlinger See) könnten durchaus der Ausgangspunkt für *P. rubescens* Populationen sein, da diese weniger tief sind und passende Schichtungsverhältnisse im Sommer aufweisen.
+ Selbst im Hauptbecken wäre das Metalimnion bezüglich Tiefe, Struktur und Grösse prinzipiell ein adäquates Habitat für *P. rubescens*.
+ Die Wassertemperaturen im Metalimnion des Bodensee sind dem Temperaturregime im Zürichsee äusserst ähnlich.
+ Leider standen uns Lichtmessungen nur für das Jahr 2018 zur Verfügung. Es zeigte sich, dass die für *P. rubescens* idealen Lichtbedingungen (25 und 6.5 µMol m^{-2} s^{-1}) im Metalimnion auftraten.
+ Aufgrund der beschriebenen geringen Algen-Produktivität im Epilimnion ist auch kaum Beschattung durch andere Algen zu erwarten.
+ Die Konzentrationen an Nitrat (NO_3-N) sind im Bodensee sogar höher als im Zürichsee. Diese Stickstoffquelle ist essentiell für *P. rubescens*, da *P. rubescens* im Gegensatz zu anderen Cyanobakterien nicht direkt gasförmigen Stickstoff binden kann.
+ Die klimabedingte Erwärmung des Bodensees führt zu einer Verminderung der Durchmischungstiefe sowie zu einer früheren und länger anhaltenden Bildung einer thermischen Schichtung. Diese zunehmende Stabilität der Wassersäule wäre sicherlich förderlich für *P. rubescens*.

Hemmende Faktoren

- Trotz der in manchen Jahren abgeschwächten Dynamik, reicht die Durchmischung im Frühjahr immer noch bis weit in die Tiefe. Durchmischungstiefen grösser als 100m Wassertiefe führen definitiv zur Schädigung sogar der stärksten Gasvesikel-Genotypen von *P. rubescens*. Durch erste genetische Untersuchungen an unseren *P. rubescens* Isolaten aus dem Bodensee konnten wir zeigen, dass diese Genotypen tatsächlich im Bodensee auftreten.

- Selbst wenn stärkere Gasvesikel Typen im Bodensee vorkommen würden, hätten die *P. rubescens* Filamente kaum die Möglichkeit nach der Durchmischungsphase aus dem tiefen Hypolimnion in adäquater Zeit wieder die Oberfläche zu erreichen.
- Die Orthophosphat-Konzentrationen sind bis in einer Tiefe von 250m sogar während der Durchmischung sehr gering. Selbst bei Teildurchmischungen (z.B. nur bis 100m) würde *P. rubescens* nicht in Zonen mit erhöhten Orthophosphat-Konzentrationen gelangen. Dies spricht eindeutig für eine starke Phosphor-Limitierung von *P. rubescens* im Hauptbecken des Bodensees.
- Dadurch werden wohl kaum genügend grosse Startpopulationen im Frühjahr ausgebildet.
- Zumindest in den Jahren 2015 bis 2018 erscheint das Metalimnion im Bodensee etwas weniger kompakt und stabil zu sein als im Zürichsee. Vor allem fanden wir in diesem Zeitraum nicht so starke Temperaturgradienten wie im Zürichsee.
- Basierend auf den Lichtmessungen im Jahr 2018, zeigen sich sehr grosse Schwankungen in der Eindringtiefe des Lichts. Die 6.5 µMol m^{-2} s^{-1} Linie (neutral buoyancy depth) zeigt Tiefenschwankungen von bis zu 10m innerhalb von 2 Wochen. Die Wanderungsgeschwindigkeit (Aufsteigen und Absinken in der Wassersäule) von *P. rubescens* erscheint zu gering, um in so kurzer Zeit, diesen Amplituden zu folgen. Allerdings beeinflusst *P. rubescens* ab einer gewissen Populationsdichte das Lichtklima entscheidend selbst.

Seltene Ereignisse die* P. rubescens *fördern könnten

Essentiell erscheint, ob *P. rubescens* eine Phosphor-Limitierung umgehen kann. Hochwasser-Ereignisse und dadurch massive Phosphor-Einträge durch den Rhein in die oberflächlichen Wasserschichten des Bodensees würden die Entwicklung des Cyanobakteriums sicherlich fördern. Zu beachten sind wohl auch aperiodische Nährstoffeinträge durch starke Pegelschwankungen. Ein lang anhaltender Niedrigwasserstand kann ein Trockenfallen mancher Uferabschnitte bewirken (z.B. im Jahr 2018). Eine darauffolgende Überschwemmung dieser Gebiete könnte eine starke Nährstoffrücklösung und somit einen starken Nährstoffeintrag auslösen.

Die derzeit grösste Variable und mögliche Konsequenzen

Derzeit deutet vieles darauf hin, dass der lineare Anstieg der Lufttemperatur anhält. Dies erhöht das Risiko, dass langjährige Serien von aussergewöhnlich schlechten Durchmischungen in grossen Seen auftreten werden. Für den Zeitraum von 2013 bis 2017 konnten wir das sowohl für den Bodensee als auch für den Zürichsee bereits aufzeigen.

Dadurch kann es zu einer fortschreitenden Akkumulation von Nährstoffen (v.a. Phosphor und Stickstoff) im Hypolimnion und einem gravierenden Nährstoffmangel im Epilimnion kommen. Folgt darauf allerdings ein kalter und stürmischer Winter und somit wieder eine Vollzirkulation (Holomixis), so ergibt sich für die Seen ein plötzlicher und massiver Nährstoffschub.

Die meisten grossen und tiefen Seen im Alpenraum sind von ihrer Produktivität her als oligo- oder oligo-mesotroph eingestuft. Tritt allerdings das oben beschriebene Phänomen auf, dann erwarten wir kurzfristige starke Eutrophierungstendenzen in diesen Seen. Dadurch wird es vermehrt zu kaum vorhersagbaren

Massenentwicklungen von Primärproduzenten (Cyanobakterien und Algen) kommen. Auch *Planktothrix rubescens* könnte von diesem Phänomen profitieren, allerdings nur wenn auch stabile Habitatbedingungen bezüglich des Metalimnions gegeben sind.
In Summe: die klimabedingten Veränderungen machen es zunehmend schwieriger die Dynamik in den Seen vorherzusagen. Manche Seen müssen dann wohl vom Trophiezustand her als «variotroph» bezeichnet werden.

Schlussfolgerung

Wir beurteilen die Wahrscheinlichkeit, dass sich *Planktothrix rubescens* dauerhaft im Hauptbecken des Bodensee-Obersee etabliert, als derzeit gering ein. Sollte es aber wieder zu einer jahrelangen schwachen Durchmischungsphase kommen, wie zum Beispiel von 2013-2017, dann könnte dies zu neuen Massenentwicklungen führen. Die Seebecken Überlinger-See und Bregenzer Bucht können als wesentlich gefährdeter für Massenentwicklungen betrachtet werden. Ein häufiges Auftreten von *Planktothrix rubescens* in Becken des Untersees ist zu erwarten. Für die Trinkwassergewinnung sehen wir keine Probleme, solange alle Wasserversorger Ozonierungsstufen in der Aufbereitungskette verwenden.

10. Literatur

Beard SJ, Handley BA, Hayes PK & Walsby AE (1999) The diversity of gas vesicle genes in *Planktothrix rubescens* from Lake Zürich. Microbiology 145: 2757-2768.

Blom JF, Robinson JA & Jüttner F (2001) High grazer toxicity of [D-Asp3,(E)-Dhb7]microcystin-RR of *Planktothrix rubescens* as compared to different microcystins. Toxicon 39: 1923-1932.

Blom JF, Bister B, Bischoff D, Nicholson G, Jung G, Süssmuth RD & Jüttner F (2003) Oscillapeptin J, a new grazer toxin of the freshwater cyanobacterium *Planktothrix rubescens*. Journal of Natural Products 66: 431-434.

Bright DI & Walsby AE (1999) The relationship between critical pressure and width of gas vesicles in isolates of *Planktothrix rubescens* from Lake Zürich. Microbiology 145: 2769-2775.

Chen Q, Christiansen G, Deng L & Kurmayer R (2016) Emergence of nontoxic mutants as revealed by single filament analysis in bloom-forming cyanobacteria of the genus *Planktothrix*. BMC Microbiology 16: 23.

D'Alelio D, Gandolfi A, Boscaini A, Flaim G, Tolotti M & Salmaso N (2011) *Planktothrix* populations in subalpine lakes: selection for strains with strong gas vesicles as a function of lake depth, morphometry and circulation. Freshwater Biology 56:1481-1493.

del Campo FF & Ouahid Y (2010) Identification of microcystins from three collection strains of *Microcystis aeruginosa*. Environmental Pollution 158: 2906-2914.

Dittmann E, Fewer DP & Neilan BA (2013) Cyanobacterial toxins: biosynthetic routes and evolutionary roots. FEMS Microbiology Reviews 37: 23-43.

Dokulil MT & Teubner K (2012) Deep living *Planktothrix rubescens* modulated by environmental constraints and climate forcing. Hydrobiologia 698: 29-46.

Ernst B, Hoeger SJ, O'Brien E & Dietrich DR (2009) Abundance and toxicity of *Planktothrix rubescens* in the pre-alpine Lake Ammersee, Germany. Harmful Algae 8: 329-342.

Fromme H (2006) Gesundheitliche Bedeutung von Cyanobakterientoxinen in Badegewässern. In: Toxinbildende Cyanobakterien (Blaualgen) in Bayerischen Gewässern. Bayerisches Landesamt für Umwelt. Materialienband Nr. 125, pp. 27-44.

Gammeter S, Forster R & Zimmermann U (1997) Limnologische Untersuchung des Zürichsees 1972-1996. Wasserversorgung Zürich Qualitätsüberwachung.

Garneau M-È, Posch T & Pernthaler J (2015) Seasonal patterns of microcystin-producing and non-producing *Planktothrix rubescens* genotypes in a deep pre-alpine lake. Harmful Algae 50: 21-31.

Güde H & Straile D (2016) Bodensee. Ökologie und anthropogene Belastungen eines tiefen Voralpensees. Limnologie Aktuell, Bd. 15. Schweizerbart, Stuttgart.

Kurmayer R, Blom JF, Deng L & Pernthaler J (2015) Integrating phylogeny, geographic niche partitioning and secondary metabolite synthesis in bloom-forming *Planktothrix*. ISME Journal 9: 909-921.

Kurmayer R, Deng L & Entfellner E (2016) Role of toxic and bioactive secondary metabolites in colonization and bloom formation by filamentous cyanobacteria *Planktothrix*. Harmful Algae 54: 69-86.

Livingstone DM (1997) An example of the simultaneous occurrence of climate-driven "sawtooth" deep-water warming/ cooling episodes in several Swiss lakes. Verh. Internat. Verein Limnol. 26: 822-828.

O'Reilly CM, Sharma S, Gray DK*, et al.* (2015) Rapid and highly variable warming of lake surface waters around the globe. Geophysical Research Letters 42: 10773–10781.

Ostermaier V & Kurmayer R (2009) Distribution and abundance of nontoxic mutants of cyanobacteria in lakes of the Alps. Microbial Ecology 58: 323-333.

Posch T, Köster O, Salcher MM & Pernthaler J (2012) Harmful filamentous cyanobacteria favoured by reduced water turnover with lake warming. Nature Climate Change 2: 809-813.

Posch T, Eugster B, Pomati F, Pernthaler J, Pitsch G & Eckert EM (2015) Network of interactions between ciliates and phytoplankton during spring. Frontiers in Microbiology 6: 1289.

Qi Y, Rosso L, Sedan D, Giannuzzi L, Andrinolo D & Volmer DA (2015) Seven new microcystin variants discovered from a native *Microcystis aeruginosa* strain–unambiguous assignment of product ions by tandem mass spectrometry. Rapid Communications in Mass Spectrometry 29: 220-224.

Salmaso N, Anneville O, Straile D & Viaroli P (2018) European large perialpine lakes under anthropogenic pressures and climate change: present status, research gaps and future challenges. Hydrobiologia 824: 1-32.

Schildknecht A, Köster O, Koss M, Forster R & Leemann M (2013) Gewässerzustand von Zürichsee, Zürichobersee und Walensee. Auswertungen der Untersuchungsergebnisse bis 2010. Stadt Zürich, Wasserversorgung, Qualitätsüberwachung.

Schmid M & Köster O (2016) Excess warming of a Central European lake driven by solar brightening. Water Resources Research 52: 8103-8116.

Sotton B, Guillard J, Anneville O, Maréchal M, Savichtcheva O & Domaizon I (2014) Trophic transfer of microcystins through the lake pelagic food web: Evidence for the role of zooplankton as a vector in fish contamination. Science of the Total Environment 466–467: 152-163.

Sovadinová I, Babica P, Adamovský O, Alpatová A, Tarabara V, Upham BL & Bláha L (2017) Chlorination and ozonation reduce microcystin content and tumour promoting activity of complex cyanobacterial extract. Advances in Oceanography and Limnology 8: 107-120.

von Gunten U (2003) Ozonation of drinking water: Part I. Oxidation kinetics and product formation. Water Research 37: 1443-1467.

Walsby AE, Avery A & Schanz F (1998) The critical pressure of gas vesicles in *Planktothrix rubescens* in relation to the depth of winter mixing in lake Zürich, Switzerland. Journal of Plankton Research 20: 1357-1375.

Walsby AE, Ng G, Dunn C & Davis AP (2004) Comparison of the depth where *Planktothrix rubescens* stratifies and the depth where the daily insolation supports its neutral buoyancy. New Phytologist 162: 133-145.

Walsby AE (2005) Stratification by cyanobacteria in lakes: a dynamic buoyancy model indicates size limitations met by *Planktothrix rubescens* filaments. New Phytologist 168: 365-376.

Walsby AE, Schanz F & Schmid M (2006) The Burgundy-blood phenomenon: a model of buoyancy change explains autumnal waterblooms by *Planktothrix rubescens* in Lake Zürich. New Phytologist 169: 109-122.

Welker M & Von Döhren H (2006) Cyanobacterial peptides—nature's own combinatorial biosynthesis. FEMS Microbiology Reviews 30: 530-563.

Wetzel R (2001) Limnology. Lake and River Ecosystems. Third edition. Academic Press, San Diego.

Yankova Y, Villiger J, Pernthaler J, Schanz F & Posch T (2016) Prolongation, deepening and warming of the metalimnion change habitat conditions of the harmful filamentous cyanobacterium *Planktothrix rubescens* in a prealpine lake. Hydrobiologia 776: 125-138

Yankova Y, Neuenschwander S, Köster O & Posch T (2017) Abrupt stop of deep water turnover with lake warming: Drastic consequences for algal primary producers. Scientific Reports 7: 13770.