Analyse des allochthon eingetragenen Fluß-Sestons und der autochthonen Primärproduzenten in der Nahrungskette des Bodensees mit Hilfe stabiler (^{15}N, ^{13}C) Isotope

Dissertation

zur Erlangung des akademischen Grades des Doktors der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.)

an der
Universität Konstanz
Mathematisch-Naturwissenschaftliche Sektion
Fachbereich Biologie

Vorgelegt von

Norka Fuentes

Konstanz, März 2010

Tag der mündlichen Prüfung :22.07.10

1. Referent: PD Dr. Dietmar Straile

2. Referent: Prof. Dr. Karl-Otto Rothhaupt

Konstanzer Online-Publikations-System (KOPS)
URN: http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:bsz:352-opus-122263
URL: http://kops.ub.uni-konstanz.de/volltexte/2010/12226/

Inhaltsverzeichnis

Abkürzungsverzeichnis III
Abbildungverzeichnis V
Tabellenverzeichnis IX

I Einleitung 1

II Zeitliche und räumliche Untersuchung des allochthonen und autochthonen Sestons an zwei profundalstellen des Obersses 10

Einleitung 11
Material und Methoden 15
Ergebnisse 23
Diskussion 37
Zusammenfassung 47

III Bedeutung der primären Energiequellen im Profundal-Untersuchung der Isotopenstruktur ($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$) von benthischen Invertebraten 48

Einleitung 50
Material und Methoden 53
Ergebnisse 56
Diskussion 72
Zusammenfassung 83

IV Energiequellen und Nahrungsnetzstruktur der Litoral-Lebensgemeinschaft des Bodensees - Eine Analyse basierend auf stabilen Isotopen ($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$) 84

Einleitung 86
Material und Methoden 90
Ergebnisse 95
Diskussion 111
Zusammenfassung 122

V Zusammenfassung 124

VI Literaturverzeichnis 128

VII Anhang 154
Abgrenzung der Eigenleistung 164
Danksagung 166
Lebenslauf 168

Abkürzungsverzeichnis

ATP	Adenosintriphosphat
BUS	Bodensee-Untersuchung Seeboden
B	Biomasse
C/N	Kohlenstoff versus Stickstoff
^{14}C	Radioisotopen Karbon-14
C3	Wasserpflanzen Calvin und Benson Cyclus
C4	Pflanzen (Hatch-Sack Weg)
Ca^2	Kalzium
$CaCO_3$	Kalzit
CO_2	Kohlenmonoxid
CH_4	Methan
Cps	Intensitäten in counts per second
$CaMg\ (CO_3)^2$	Dolomit
DAPI	4',6-Diamidino-2-phenylindole
DIN	gelösten anorganischen Stickstoff
DOC	gelöstem organischem Kohlenstoff
FG	Fischbach-Güttingen
FISH	Fluoreszenzmikroskopische in situ Hybridisations-Analysen
GK	Gauss-Krüger-Format Meridianstreifensystem
GPS	Global Positioning Systems
H_3PO_4	Phosphorsäure
HCL	Salzsäure
HCO_3^-	Kohlensäure
HPLC	High Performance Liquid Chromatography
IGKB	Internationale Gewässerschutzkomission Bodensee
K	Kalium
LUBW	Landesanstalt für Umwelt, Messungen und Naturschutz Baden-Württemberg
Mg^2	Magnesium
MOB	Methan Oxidierende Bakterien
N	Stickstoff
N_2	Luftstickstoff
Na	Natrium
NH_4	Ammonium
NO_3	Nitrat
PDB	Belemnite

PIM	partikuläres anorganisches Material
POC	partikulärer organischer Kohlenstoff
POM	partikuläres organisches Material
PON	partikulärer organischer Stickstoff
SD	Standardabweichung
SI	Stabile Isotope
SO_2	Schwefeldioxid
sPOM	sedimentierendes partikuläres organisches Material
SFB	Sonderforschungsbereich
TC	Gesamt-Kohlenstoff
TG	Gesamt-Trockengewicht
TIC	Total anorganische Kohlenstoff
TOC	organischer Kohlenstoffgehalt
WH	Wasserburg-Hagnau
WRRL	Wasserrahmenrichtlinie
$\delta^{13}C$	Stabile Isotope von Kohlenstoff
$\delta^{15}N$	Stabile Isotope von Stickstoff

Abbildungverzeichnis

Abbildung I-1: $\delta^{13}C$ Signaturen [‰] verschiedener organsicher Kohlenstoffquellen. *In*: Stable Isotope Ecology (Fry 2006).

Abbildung I-2: $\delta^{15}N$ Signaturen [‰] aus organischem und anorganischem Material. *In*: Stable Isotope Ecology (Fry 2006).

Abbildung II-1: Karte des Bodensees. Probenstelle 1 FG: vor Romanshorn bei 100 m Wassertiefe. Probestelle 2 WH: vor Wasserburg, bei 144 m Wassertiefe. Kartographie und Bearbeitung: Dipl-Ing. (FH) R. Obad. Institut für Seeforschung Langenargen (IGKB 2009).

Abbildung II-2: Die Sedimentfalle „Stationäre Sammler". Bearbeitung von Dr. T. Wessels bei IGKB 2009.

Abbildung II-3: Schematische Darstellung der Komponenten eines Massenspektrometers.

Abbildung II-4: Gesamtsedimentationsraten [g/m²/Tag] an den Stellen WH und FG.

Abbildung II-5: Sedimentfallenprogramm: Organische Sedimentation [g/m²/Tag] an Stellen WH und FG.

Abbildung II-6: Synopse Chl a [Linie] und Algenbiomassen mit Anteilen der Großgruppen [Balken]. Abkürzung: Cyano=Cyanophyceen; Chryso=Chryphyceen; C Diat= Diatomeen; Dino= Dinoflagellaten; PDiat= Diatomeen; Crypto= Cryptophyceen; Eugleno= Euglenophyceen; Chloro= Chlorophyceen; Conjugo= Conjugatophyceen; Chla=Chlorophyll a. Bearbeitung durch K.König/ R.Kümmerlin bei IGKB 2009.

Abbildung II-7: Synopse Sedimentation von Algenpigmenten an den Stellen FG und WH [µg/m^2/Tag]. Abkürzung: Chla = Chlorophyll a; Fuco = Fucoxanthin; Allo = Alloxanthin; Chlb = Chlorophyll b; Zea = Zeaxanthin. Der Strich bezeichnet die letzte Probe vor dem Hochwasser.

Abbildung II-8: $\delta^{13}C$-Werte des Sedimentfallenmaterials an den Standorten FG und WH.

Abbildung II-9: $\delta^{15}N$-Werte des Sedimentfallenmaterials der Probenstellen FG und WH.

Abbildung II-10: Faktorenanalyse: **A**: Variablen: A= $\delta^{13}C$ [$^0/_{00}$], B= Kohlenstoff [%], C= Stickstoff [%], D= organischer $\delta^{13}C$ Kohlenstoff [%], E= Kalzit [cps], F= Dolomit [cps], G=Chlorit [cps], H= Korngrößen < 4µm, I=< 16 µm, J=< 31 µm, K=< 63 µm und

L= Sedimentationsrate von Chlorophyll a [µg/m2/Tag]. **B**: Sind die Proben aus die Stelle FG (1…17) und die Proben aus die Stelle WH (18...34).

Abbildung II-11: Zusammenhang zwischen Sedimentationsrate von Chlorophyll a [µg /m^2/Tag] und der Gesamtsedimentationsrate [g/m^2/Tag] an den beiden Untersuchungsstellen WH (zuflussnah, blau) und FG (autochthon, rot).

Abbildung II-12: Zusammenhang zwischen Chlorit 12.4 [cps] und Gesamtsedimentationsraten [g/m^2/Tag] an den Probestellen WH (Zuflussnah, blau) und FG (autochthon, rot).

Abbildung II-13: Zusammenhang zwischen Sedimentation von organischem partikulärem Kohlenstoff (POC) [g/m^2/Tag] und der Gesamtsedimentationsrate [g/m^2/Tag] an den Probenahmestellen WH (zuflussnah, blau) und FG (autochthon, rot).

Abbildung II-14: Schwebstoffverteilung im Bodensee am 20 April 2007, MIP-Datenprozessierung einer MERIS-Satelliteszene (Odermatt *et al.* 2008).

Abbildung II-15: $\delta^{13}C$ Isotopen Signaturen im Smith Lake, Alaska (Gu *et al*. 1994).

Abbildung II-16: **A**: Zeitlicher Verlauf der Sedimentationsrate von Chlorophyll a [µg/m^2/Tag] an den Probestellen WG und FG **B**: Zeitlicher Verlauf der Chlorophyll a Konzentrationen [µg/l] in der Wassersäule von Seemiete.

Abbildung II-17: Kalzitsedimentationsraten und Kalzit/Dolomit Verhältnisse der Untersuchungs-Gebiete FG und WH.

Abbildung II-18: C:N-Verhältnis des Sedimentfallenmaterials der Probenstellen FG und WH.

Abbildung. III-1: Sedimentstecher nach Meischner und Rumohr 1974.

Abbildung III-2: Abundanzen der Oligochaeten und Chironomiden in der Sedimentschicht 0-10 cm im Profundal des Bodensees, Standort WH (nahe Wasserburg). Die Häufigkeiten sind in Individuen pro m² angegeben.

Abbildung III-3: Abundanzen der Oligochaeten und Chironomiden in der Sedimentschicht 0-10 cm im Profundal des Bodensees, Standort FG (nahe Güttigen). Die Häufigkeiten sind in Individuen pro m² angegeben.

Abbildung III-4: Beziehung zwischen $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ Signaturen [‰] aus der Stelle FG, dargestellt für Einzelindividuen von *Micropsectra* sp., *Paracladopelma* sp. und *Macropelopia* sp.

Abbildung III-5: Kohlenstoff- und Stickstoffisotopen Signaturen der Chironomiden Larve „*Micropsectra* sp."an den zwei Profundalstellen mit Mittelwert und Standardabweichung (SD) für jedes Isotop. In FG beträgt δ^{13}C -30,40 ± 0,75 ‰ und δ^{15}N 14,00 ± 0,95 ‰. In WH δ^{13}C (- 40,08 ± 1,65 ‰) und δ^{15} N (8,62 ± 0,30 ‰).

Abbildung III-6: Kohlenstoff- und Stickstoffisotopen Signaturen von Oligochaeten. Die Untersuchung wurde für die zwei Profundalstellen FG und WH durchgeführt. Der Mittelwert und die Standardabweichungender beider Stationen sind ebenfalls für jedes Isotop dargestellt. Sie betragen in FG -30,19 ± 0,60 ‰ für δ^{13} C, 13,71 ± 0,9 1‰ für δ^{15} N, in WH -33,24 ± 1,27 ‰ für δ^{13} C und 7,07 ± 0,61 ‰ für δ^{15} N.

Abbildung III-7: Zeitliche Verlauft der Kohlenstoffisotopensignaturen von Oligochaeten und von *Micropsectra* sp. im die profundalen Untersuchungsstelle WH (**A**) und FG (**B**).

Abbildung III-8: Variabilität der δ^{15}N-Gehalte des Makrozoobenthos und Sinkstoffe im Profundal des Bodensees, Standort WH (**A**) und Standort FG (**B**).

Abbildung III-9: ATP Gehalte im oberen Sediment-Zentimeter in (WH) und (FG).

Abbildung III-10: Bakterienkonzentrationen im oberen Zentimeter der Sedimente an den Stellen (WH) und (FG).

Abbildung III-11: **A**: Inkorporation von Leucin an den Stellen WH und FG. **B**: Respiration von Glukose an den Stellen (WH) und (FG).

Abbildung III-12: Mikroprofile (Redoxspannung mV) und Sauerstoffgehalte [mg/l] an den Stellen FG (autochthon) und WH (allochthon) (IGKB 2009).

Abbildung III-13: Scheme von δ^{13}C Signaturen aus Oligochaeten und Chironomiden der Untersuchungsgebiet (WH).

Abbildung IV-1: Lage der Untersuchungsstellen Uttwil und Schussen im Obersee. Kartographie: Dipl-Ing. (FH) R. Obad. Institut für Seeforschung Langenargen.

Abbildung IV-2: Die Sedimentfalle als Stationärer Sammler.

Abbildung IV-3: δ^{15}N und δ^{13}C-Werte der Primärproduzenten im Litoral der Schussenmündung und vor Utwil.

Abbildung IV-4: δ^{15}N und δ^{13}C-Werte der Primärproduzenten und der litoralen Organismen für Uttwil, Sommer 2005. Abkürzungen: Ph= Sestonprobe (Phytoplankton+Detritus); Ep=

Epiphyton; Ppe= *Potamogeton perfoliatus*; Dr= *Dreissena polymorpha*; Hs= *Haemopis sanguisuga*; Bt= *Bythinia tentaculata*; Gr= *Gammarus roeseli;* Cc = *Chara contraria* und Ca= *Chara aspera*.

Abbildung IV-5: δ^{15}N und δ^{13}C-Werte der Primärproduzenten und der litoralen Organismen nahe der Schussen, Sommer 2005. Abkürzungen der Abbildung: Ph= Sestonprobe (Phytoplankton + Detritus); Ep= Periphyton; Alloc= Sinkstoffe; Ppe= *Potamogeton perfoliatus*; Pp= *Potamogeton pectinatus*; Dr= *Dreissena polymorpha*; Gr= *Gammarus roeseli*; Hs= *Haemopis sanguisuga;* Ra= *Radix auricularua;* Tr= Trichoptera (Ordnung); Ch= Chironomiden der Gattungen: Paratanytarsus und Paratrichocladius und Bt= *Bythinia tentaculata.*

Abbildung IV-6: Darstellung der δ^{13}C und δ^{15}N für die Einzelindividuen der Chironomiden vor Uttwil (**A**) und Schussen (**B**).

Abbildung IV-7: Kohlenstoff- und Stickstoffisotopen Signaturen von *Chironomus plumosus* und *Stictochironomus* sp. aus den zwei Litoral-Untersuchungsgebiet vor Uttwil und vor Schussen mit Mittelwert und Standardabweichung für jedes Isotop.

Abbildung IV-8: Kohlenstoff- und Stickstoffisotopen-Signaturen von Oligochaeten vor Uttwil und Schussen. Mit Mittelwert und Standardabweichung für jedes Isotop.

Abbildung IV-9: Zeitliche Variabilität der Kohlenstoff- und Stickstoffisotopensignaturen von *Chironomus plumosus* im Litoral vor Uttwil, von *Stictochironomus* sp. aus den Untersuchungsgebiet vor Schussen und Oligochaeten aus beide Unetersuchungstelle.

Abbildung IV-10: δ^{15}N und δ^{13}C-Werte der maskierten Phytoplanktonprobe, sowie der Zooplantontaxa im Uttwil Litoral, Sommer 2005. Abkürzungen: Eg= *Eudiaptomus gracilis*; Cc= Cyclopide Copepode; Dh= *Daphnia hyalina* und *Daphnia galeata* und Ph= Sestonprobe.

Abbildung IV-11: δ^{15}N und δ^{13}C-Werte der Sestonproben, allochthonen Sinkstoffproben und der Zooplantontaxa im Schussen-Litoral, Sommer 2005. Abkürzungen Eg= *Eudiaptomus gracilis*; Cc=Cycloide Copepode; Dh= *Daphnia hyalina* ; Dg=*Daphnia galeata* Ph= Sestonprobe und Alloc= Sinkstoffe Juli 2005.

Abbildung V-1: Zusammenfassede Darstellung der in dieser Studie für unterschiedliche Oganismen und Nahrungsquellen bestimmten δ^{13}C Signaturen.

Tabellenverzeichnis

Tabelle II-1: Sedimentationsraten [g/m²/Tag]; POC [%]; POC [g/m²/Tag] beim Untersuchungsgebiet WH (Zuflussnahe) und FG (ohne Zufluss).

Tabelle II-2: Stabile Isotope $\delta^{13}C$ [‰] und $\delta^{15}N$ [‰], Prozent von Gesamt- und anorganischem Kohlenstoff, Prozent von Stickstoff und Verhältnis C/N am Untersuchungsgebiet WH (Zufluss nahe) und FG (ohne Zufluss).

Tabelle II-3: Koeffizienten der Bestimmungsgrenze (R^2) von einfachen und multiplen Regressionsmodellen zur Erklärung der Variabilität der Gesamtsedimentationsrate an den beiden Untersuchungsstellen.

Tabelle II-4: Faktorenanalyse nach Sokal und Rohlf (2002). Grau unterlegt sind die Variablen mit Faktorenladungen > 0,64.

Tabelle III-1: Abundanz von Oligochaeten und Chironomiden in Individuen pro m^2. Das Makrozoobenthos wurde von Februar 2005 bis Februar 2006 an den Profundalstellen WH (Wasserburg-Hagnau) und FG (Fischbach-Güttingen) beprobt.

Tabelle III-2: Isotopensignaturen $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ der Makrozoobenthos Oligochaeten und Chironomiden aus der Profundalstelle FG (Fischbach-Güttingen). Die Tiere wurden von April bis Oktober 2005 untersucht. Die Artzusammensetzung der Chironomiden Larven wurde bestimmt.

Tabelle III-3: Isotopensignaturen $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ der Makrozoobenthos Oligochaeten und Chironomiden aus der Profundalstelle WH (Wasserburg-Hagnau). Die Tiere wurden von April bis Oktober 2005 untersucht. Die Artzusammensetzung der Chironomiden Larven wurde bestimmt.

Tabelle III-4: $\delta^{15}N$ Isotopensignaturen der Makrozoobenthos (Oligochaeten und Chironomiden) und deren Sinkstoffe aus der Profundalstelle FG (Fischbach-Güttingen) WH (Wasserburg-Hagnau).

Tabelle IV-1: $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$-Signaturen der Primärproduzenten von den Untersuchungs-gebieten Schussenmündung und Uttwil.

Tabelle IV-2: $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$-Signale der Primärkonsumenten aus den Untersuchungsgebieten Schussenmündung und Uttwil.

Tabelle IV-3: Stabile Isotope $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$-Gehalte aus Benthische Organismen von den Untersuchungsgebiet Uttwil (ohne Zufluss).

Tabelle IV-4: Stabile Isotope $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$-Gehalte aus Benthische Organismen von den Untersuchungsgebiet.

Kapitel I: Einleitung

Allochthone versus autochthone Einträge in Seen

Seeökosystem verfügen in der Regel über zwei Haupquellen von organischem Material (Bade *et al.* 2007). Zum einen sind dies die allochthonen Einträge von der Landseite her (Aitkenhead-Peterson *et al.* 2003), zum anderen autochthone Quellen im See wie die Primärproduktion von Phytoplankton, benthischen Algen und aquatischen Makrophyten (Bertilsson & Jones 2003). Untersuchungen zur Herkunft des Kohlenstoffs in limnischen Systemen haben gezeigt, dass die Zufuhr aus externen Quellen in der Regel geringer ist als die autochthone Produktion (Wetzel 2001, Caraco & Cole 2004). Dagegen übersteigen in kleinen, in unproduktiven und in dystrophen Gewässern die organischen Zufuhren des Einzugsgebietes die autochthone Primärproduktion (del Giorgio *et al*. 1997). Obgleich allochthones organisches Material für weitgehend refraktär gehalten wird (Schiff *et al.* 1997), gibt es mehrfach Hinweise, dass es nach Eintrag ins Gewässer zu erheblichen Teilen abgebaut und damit für die Nahrungskette verfügbar gemacht werden kann (Caraco & Cole 2004, Cole *et al.* 2002, 2006, Pace *et al.* 2004, Carpenter *et al.* 2005).

Trotz der angenommenen Dominanz der autochthonen Produktion bei großen und tiefen Seen wurde für diese Seen die Bedeutung der allochtonen Anteile für die Sekundärproduktion noch nicht eingehend quantifiziert. Am Bodensee erscheint es aufgrund von existierenden Bilanzen zumindest denkbar, dass die Sekundärproduktion aus allochthonen organischen Einträgen mehr als vernachlässigbare Anteile ausmacht. Die Trophiezustand des Bodensees hat sich in den vergangenen Jahrzehnten dank der Sanierungsmassnahmen entscheidend geändert. Am Bodensee wurden in den achtziger Jahren Werte von 300 g cm^{-2}/Jahr (150 tC) für die Primärproduktion gemessen - fünfmal mehr als die allochthone DOC-Zufuhr oder das 1.5 bis 3-fache der gesamten allochthonen organischen Kohlenstoff-Zufuhr im Bodensee (Tilzer *et al.* 1991). Mit der Re-Oligotrophierung in den vergangenen Jahrzehnten sank die Primärpoduktivität soweit ab, dass 1995/1996 nur noch die Hälfte des Wertes der achtziger Jahre nachgewiesen wurde (Güde *et al.* 1998). Man könnte folgern, dass die autochthone Produktion angesichts der inzwischen noch weiter fortgeschrittenen Re-Oligotrophierung nun vergleichbar oder sogar kleiner geworden ist wie der konstant gebliebene allochthone Eintrag. Möglich ist aber, dass das allochthone POC auch relativ schnell sedimentiert. Es steht dann nicht den pelagischen Gemeinschaften, sondern überwiegend den makrobenthischen Organismen als Energiequelle zur Verfügung. Diese weisen nämlich in der Nähe von Flussmündungen Maxima in den Abundanzen auf (Güde *et al.* 1998).

Über die Zuflüsse werden allochthoner organischer Kohlenstoff und Nährstoffe eingetragen (Ferber *et al.* 2004). Diese Nährstoffe haben eine einflussreiche Rolle für die biogeochemischen

Prozesse im pelagischen und benthischen Ökosystem. In den Bodensee münden mehr als 200 Flüsse, Bäche und Gräben. Der größte Zufluss ist der Alpen-Rhein, dessen Einzugsgebiet bei einem Flächenanteil von 56,1 % (= 6.119 Km^2) knapp zwei Drittel des dem Bodensee zufließenden Wassers liefert (IGKB 2004).

Räumliche und/oder funktionelle Kompartimente des Sees

Als Seekompartiment wird eine räumliche oder funktionelle Untereinheit des Sees bezeichnet. Sie dient dazu, die vielfältigen im See ablaufenden Prozesse zu gliedern. So unterscheidet man räumliche Kompartimente des Bodensees über ihre Lebensraumfunktionen. Beispiele verschiedener Kompartimente sind der Uferbereich, der Flachwasserbereich (Litoral), der Freiwasserbereich (Pelagial) oder der tiefe Seeboden (Profundal). Verbunden sind diese wiederum über räumliche oder funktionale Beziehungen. Fische durchwandern in ihrem Lebenszyklus verschiedene räumliche Kompartimente, Sedimente können bei Stürmen durch Resuspension im Litoral freigesetzt und zum Beispiel im Profundal wieder sedimentieren, nach dem sie das Pelagial durchlaufen haben. Dagegen bleiben z.B. die festsitzenden höheren Wasserpflanzen, die Makrophyten, oder viele wirbellose Bodenbewohner räumlich überwiegend an ihren Lebensraum gebunden (IGKB 2004).

Der Seeboden ist neben Freiwasser und Flachwasserzone der dritte bedeutende Lebensraum im Ökosystem Bodensee (IGKB 2009). Er hat als Lebensraum für Makro- und Mikoorganismen eine besondere Bedeutung (Kaiser *et al.* 2004, Paetzold *et al.* 2005, Langhans *et al.* 2006). Er spiegelt auch wie kein anderes Seekompartiment die zeitliche See-Entwicklung und deren regionale Unterschiede wieder. Die Sedimente des Bodensees tragen wichtige Informationen über morphologische und chemische Veränderungen der letzten Jahrtausende seit der letzten Eiszeit (Wessels 1998). Sie werden daher auch als Gedächtnis eines Sees bezeichnet (IGKB 2009). Was in den See gelangt und zu Boden sinkt, wird im Sediment aufbewahrt und archiviert (Bernasconi *et al.* 1997, Hodell & Schelske 1998, Wu *et al.* 1999, Hayes *et al.* 1999, Lehmann *et al.* 2004a, 2004b, Leventhal 2004).

Stoffflüsse

Kohlenstoffkreislauf

Kohlenstoff liegt im Gewässer in folgenden Formen vor: anorganisch gelöster Kohlenstoff (DIC), organisch gelöster Kohlenstoff (DOC) und partikulärer organisch gebundener Kohlenstoff (POC).

Der **DIC** setzt sich aus CO_2, HCO_{3-} und CO_3^{2-} zusammen. Der jeweilige Anteil dieser Verbindungen ist pH-abhängig. Der abiotische Eintrag in das Gewässer erfolgt in Form von CO_2. Kohlendioxid gelangt teils direkt aus der Luft, teils mit Niederschlägen und Zuflüssen, besonders aber beim Durchsickern durch den Boden in das Grundwasser. Alle autotroph lebenden

Lebewesen (Pflanzen, einige Bakterien) binden anorganischen Kohlenstoff (CO_2 oder HCO_{3-}) zu organisch gebundenem Kohlenstoff. Der anaerobe Abbau von Biomasse führt zum Methan (CH_4), welches bei Anwesenheit von Sauerstoff zu CO_2 oxidiert wird.

Der **DOC** stellt ein Gemisch verschiedenster Substanzen dar. Teilweise sind sie gut abbaubar und bakterienverfügbar und sind deshalb trotz großen Umsatzes im Wasser nur in Spuren vorhanden (AOC, von Bakterien assimilierbarer organische gebundener Kohlenstoff). Der größere DOC-Anteil in natürlichen Gewässern besteht dagegen aus schwer abbaubaren Verbindungen oder inaktiven organischen Kohlenstoff. Diese Gerb-, Humin- und Fulvinsäuren bleiben länger im Biotop erhalten. Der Eintrag in die Gewässer erfolgt in gelöster Form über die Zuflüsse (vor allem Mooreinzugsgebiete, Abwasser) und durch Exkretion der Organismen. Der mikrobielle Abbau organischer Partikel ist eine weitere DOC-Quelle. Der Entzug des DOC erfolgt in erster Linie durch die Aufnahme in Bakterienbiomasse.

Der **POC** wird durch alle im Wasser lebenden Organismen repräsentiert sowie durch tote organische Substanz (Detritus). Die autochthone Quelle des POC ist die aquatische Primärproduktion, die allochthone Quelle vor allem organische Partikel aus der terrestrischen Primärproduktion. Durch den mikrobiologischen Abbau des POC wird dieser wieder in DOC überführt.

Stickstoffkreislauf

Stickstoff liegt in Gewässern in Form von elemetarem Stickstoff (N_2) sowie Nitrat (NO_{3-}), Nitrit (NO_{2-}) und Ammonium (NH_{4+}) vor. Der elementar gelöste Stickstoff (DIN; Löslichkeit ca. 20 mg/l) kann jedoch nur durch wenige Organismen (Cyanobakterien) als Nährstoff genutzt werden. Die wichtigsten anorganischen Stickstoffquellen für die Primärproduktion sind somit NO_{3-}, NO_{2-} und NH_{4+}. Der in Biomasse fixierte Stickstoff wird als PON (partikulärer organisch gebundener Stickstoff) bezeichnet. Durch den Abbau von PON und Exkretion entsteht gelöster organischer Stickstoff, DON. Anorganische Stickstoffverbindungen gelangen überwiegend durch Zuflüsse und atmosphärische Einträge in die Gewässer.

Einige autotrophe Lebewesen können anorganische Verbindungen zur Energieerzeugung verwenden. Diese sogenannten chemolithoautotrophen Organismen können Ammonium, Nitrit, oxidieren und die in den Verbindungen enthaltene Energie nutzen. Die Pflanzen nehmen den Stickstoff in Form von Salzen, als Nitrate und Ammonium, aus dem Boden auf. Über die Nahrungskette wird der Stickstoff in Form von pflanzlichen Proteinen von den Konsumenten aufgenommen. Durch Ausscheidungen (Harnsäure, Harnstoff in Gülle, Mist) oder Tod der Lebewesen gelangen die Stickstoffverbindungen wieder in den Boden. Nitrat (NO_{3-}) wird von denitrifizierenden Bakterien über den Zwischenschritt Nitrit (NO_{2-}) zu Stickstoffoxiden (N_2O, NO) reduziert „**Denitrifikation**“, darauffolgend zu N_2, das wieder in die Atmosphäre austreten

kann. Nitrat und Nitrit können von den Pflanzen aufgenommen werden. Die am Stickstoffkreislauf beteiligten Bakterien leben frei im Boden oder befinden sich als Knöllchenbakterien in Symbiosen mit Pflanzen (z.B. bei Erbsen, Klee, Lupine und Sojabohnen). Unter Sauerstoffmangel können denitrifizierende Bakterien die Nitrate in Lachgas (Distickstoffoxid) oder in elementaren Stickstoff umwandeln. Diese verlassen als Gase den Boden. Daneben wird durch den mikrobiellen Abbau der organischen Stickstoffverbindungen sowie durch Ausscheidungen von Organismen Ammonium freigesetzt (**Ammonifikation).** Der Begriff "**Nitratammonifikation**" beschreibt die Reduzierung von Nitrat (NO_{3-}) über den Zwischenschritt Nitrit (NO_{2-}) zu Ammonium (NH_{4+}). Bei Anwesenheit von Sauerstoff wird wiederum Ammonium über die Zwischenstufe Nitrit zu Nitrat oxidiert (**Nitrifikation).**

Stabile Isotope

In der letzten Dekade wurden zahlreiche Studien durchgeführt, in denen sich die Anwendung von stabilen Isotopen in der Süßwasserökologie bewährt hat (z.B. DeNiro & Epstein 1978, Sullivan & Moncreiff 1990, Bunn & Boon, 1993, Gu *et al.* 1993, Hecky & Hesslein 1995, France 1995-1996, Cabana & Rasmussen 1996, Von Grafenstein *et al.* 1998, Van der Zanden & Rasmussen 1999, Post *et al*. 2000, Grey *et al.* 2004b, Kelly *et al.* 2004, Kohzu *et al.* 2004). Die ersten Analysen stabiler Isotope von Stickstoff und Kohlenstoff zum Studium des Nahrungsnetzes am Bodensee wurde von Straile & Voss (unveröffentlicht) durchgeführt. Dabei wurde festgestellt, dass die Isotopen-Signaturen von Phytoplankton von Detritus-Kohlenstoff unterschiedlicher Herkunft maskiert werden. Schulz *et al.* (2001) haben für Untersuchungen des Methankreislaufes im Epilimnion des Bodensee Kohlenstoffisotopenverhältnisse benutzt.

Kohlenstoffisotope als Marker der Produktionsquellen

Kohlenstoff-Isotopensignaturen aus Seesedimenten erlauben inbesondere Hinweise auf die Herkunft der Kohlenstoffquelle (Cabana & Rasmussen 1996, France 1996, Van der Zanden & Rasmussen 1999, Post *et al.* 2000). Mit Hilfe von δ^{13}C-Werten ist es prinzipiell möglich, organisches Material terrestrischen Ursprungs (allochthon eingetragenes Fluß-seston) von den litoral-benthischen und planktischen Primäproduzenten zu unterscheiden. Pelagische Primärproduzenten weisen niedrigere δ^{13}C-Werte (POC = -32 ‰; France 1995) als litorale Primärproduzenten (benthische Algen oder Makrophyten (-27 ± 1,6 ‰; Bertilsson und Jones 2003) und terrestrische Pflanzen (-28 ± 1 ‰; Peterson & Fry 1987, Aitkenhead-Peterson *et al.* 2003) auf. Aquatische C3-pflanzen sind isotopisch schwerer als terrestrische C3-Pflanzen und zeichnen sich durch ein weites Spektrum an δ^{13}C-Werten aus (France 1995). Dies ist möglicherweise auf die unterschiedliche CO_2-Diffusion in Wasser und Luft zurückzuführen. Der Diffusionswiderstand von Wasser ist viermal höher als der von Luft (France 1995). Pflanzengemeinschaften könnten demnach, entsprechend ihrer spezifischen phothosynthe-

tischen Assimilation des diffusen CO_2 oder des HCO_3^- in verschiedene Kategorien unterteilt werden. Dies erklärt, warum man in Litoralgebieten sowohl C3-Wasserpflanzen (Calvin & Benson Zyklus) mit isotopisch leichterem $\delta^{13}C$ als -19 ‰ als auch C4-Pflanzen (Hatch-Sack Weg) mit isotopisch schwererm $\delta^{13}C$ als -21 ‰ findet (Farquhar *et al.* 1989, Brugnoli & Farquhar 2000, Marshall *et al.* 2007, Balas *et al.* 2008, Yurena *et al.* 2008). Ebenfalls lassen sich submerse Makrophythen beobachten, bei denen Klima - und saisonabhängig die metabolischen Stoffwechselwege zwischen C3 und C4 wechseln. z.B. vollführt *Hydrilla verticillata* C4-Photosynthese während des Sommers und C3-Photosynthese während des Winters (Sasadhat & Choudhuri 1982, Roberts *et al.* 2007).

$\delta^{13}C$-Werte erlauben es auch Biomasse, die auf Phytoplanktonproduktion beruht von der aus chemoautotroph produzierter mikrobieller Biomasse zu unterschieden (Hollander & Smith 2001). Hohe $\delta^{13}C$-Werte, weisen auf einen erhöhten Anteil chemoautroph gebildeter bakterieller Biomassen in den Sedimenten hin (Hayes *et al.* 1999).

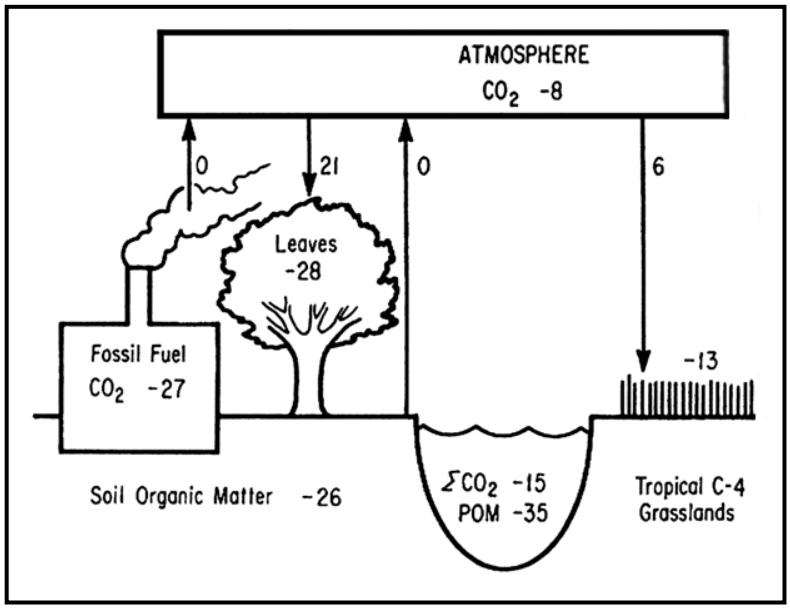


Abbildung I-1: $\delta^{13}C$ Signaturen [‰] verschiedener organsicher Kohlenstoffquellen. *In*: Stable Isotope Ecology (Fry 2006).

Die Kohlenstoff-Isotopenzusammensetzung von lakustrinem organischem Material ist allgemein verwendet worden, um paläoökologische Bedingungen zu rekonstruieren (Hollander & Mckenzie 1991, Schelske & Hodell 1995). Jedoch wird während der Sedimentbildung und der Absetzung (Frühdiagenese) organisches Material durch Mikroben umgewandelt und zerlegt, und viele Fragen bleiben deshalb hinsichtlich der möglichen Änderung der Primärisotopensignale in den Sedimenten offen. Einige Studien zeigen, dass die diagenetische Änderung der isotopischen Kohlenstoff-Zusammensetzung des POC gering ist (Schidlowski *et al.* 1983, Sackett 1989,

Galimov 1995). Aminosäuren der Pflanzen werden jedoch verhältnismäßig in $\delta^{13}C$ angereichert, während die Lipide und Zellulose 1-2 [‰] isotopische leichter als Pflanzen-Gesamtgewebe sind (Degens 1969). Ein Verlust der labilen organischen Substanzen wie Aminosäuren oder Lipide hätte demnach eine Abnahme in $\delta^{13}C$ des organischen Materials zur Folge (Bernasconi *et al.* 1997, Ohkouchi & Wada 1997).

Fraktionierung des $\delta^{15}N$ in der Wassersäule

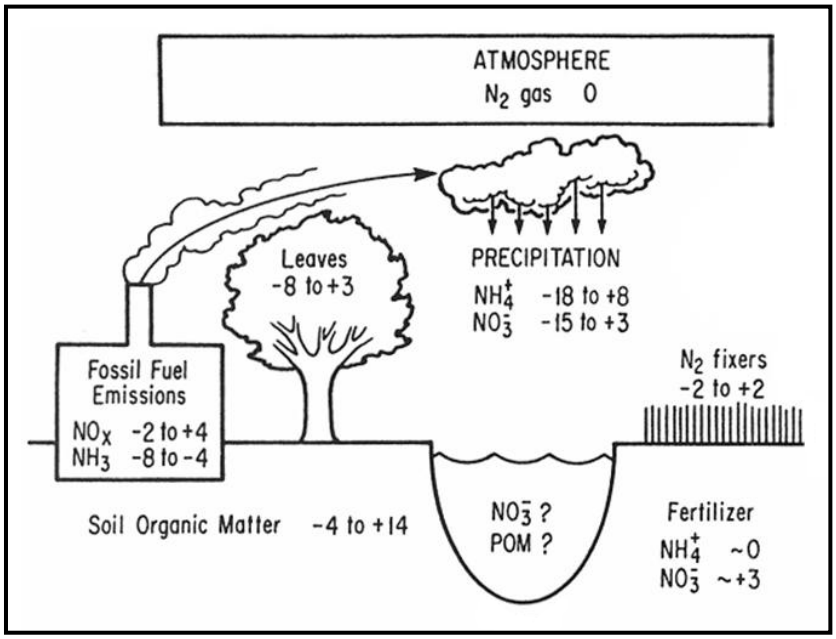


Abbildung I-2: $\delta^{15}N$ Signaturen [‰] aus organischem und anorganischem Material. *In*: Stable Isotope Ecology (Fry 2006).

Die Variabilität der $\delta^{15}N$-Werte aus organischem Material wurde im Vergleich mit $\delta^{13}C$ in Gewässern weniger untersucht. Ein Grund dafür ist die komplizierte Natur des Stickstoffkreislaufes (Bernasconi *et al.* 1997, Lehmann *et al.* 2004b). Die Probleme könnten auf die Vermischung und den teilweisen Austausch von $\delta^{15}N$-Stickstoff zwischen den Quellen und der noch nicht ausreichend untersuchten Fraktionierung des $\delta^{15}N$ in der Wassersäule und im Sediment zurückzuführen sein (Mariotti *et al.* 1981, Lindau *et al.* 1997). Änderungen in der Phytoplanktonartenverteilung (Vuorio *et al.* 2006), Denitrifikation in der Wassersäule (Hodell & Schelske 1998) oder im Beitrag allochthoner oder heterotropher Quellen (Voβ & Struck 1997, Merriam *et al.* 2002) können ebenfalls die $\delta^{15}N$ Gehalte des organischen Materials beeinflussen (Minigawa & Wada 1984, Meyers & Ishiwatari 1993, Lehmann *et al.* 2004b). Einträge des gelösten Stickstoffes aus den externen Quellen beeinflussen wesentlich die $\delta^{15}N$ Dynamik in einem See. Diese allochthonen Einträge können den $\delta^{15}N$-Wert des gelösten anorganischen

Stickstoffs (DIN) stark beeinflussen (Teranes & Bernasconi 2000, Lehmann *et al.* 2004b). Ein Großteil des Stickstoffes der Biosphäre und der Hydrosphere wird durch die Fixierung des atmosphärischen Stickstoffes durch Mikroorganismen gebunden. Häufig wird angenommen, dass die Umsetzung von organischem Flusssestons zu einer Anreicherung von δ^{15}N Signaturen führt (Saino & Hattori 1987, Owens & Law 1989, Bernasconi *et al.* 1997, Adams & Sterner 2000). Während der Mineralisierung von sPOM ist eine Fraktionierung von Stickstoff darauf zurückzuführen, dass das leichtere Isotop bei Assimilations-und Protein-Synthese, und bei der Ausscheidung von Stickstoff in Ammoniak bevorzugt wird (Nadelhoffer & Fry 1994, Lindau *et al.* 1997, Ponsard & Averbuch 1999, Vanderklift & Ponsard 2003).

Stickstoff als Marker der trophischen Position

Mit dem δ^{15}N-Wert kann das trophische Niveau eines Organismus im Nahrungsnetz bestimmt werden, weil sich der δ^{15}N-Wert eines Konsumenten typischerweise in Bezug zu dem seiner Nahrung 3-4 ‰ anreichert (Minagawa & Wada 1984, Kling *et al.* 1992, Cabana & Rasmussen 1996, France 1996, Van der Zanden & Rasmussen 1999, Post *et al.* 2000). Diese Fraktionierung kann also genutzt werden, um die grundlegende tropische Struktur des Nahrungsnetzes zu untersuchen. Dieser Anreicherung ist allerdings nicht konstant, sondern ist abhängig von den Prozessen der Assimilation und der Ausscheidung. Einige aktuelle Untersuchungen berichten von einer δ^{15}N Fraktionierung bei unterschiedlicher Ernährung benthischer Konsumenten, die je nach Nahrungszusammensetzung von 0,7 bis 2,7 ‰ variieren kann (Zah *et al.* 2001, Goedkoop *et al.* 2006). Auch wurde von Vanderklift & Ponsard (2003) eine noch geringere Fraktionierung (0,53 ‰) zwischen Primärproduzenten und detritivoren Konsumenten berichtet. Es wurde gezeigt, dass die Verwertung methanotropher Bakterien in der Ernährung von Chironomidenlarven zu einer entsprechenden Erniedrigung der δ^{13}C- und der δ^{15}N-Werte führen kann (Kiyashko *et al.* 2001, Jones & Grey 2004, Goedkoop *et al.* 2006).

Zielsetzung der Arbeit

Ein Haupt-Ziel dieser Arbeit ist, mit Hilfe der Bestimmung von Isotopensignaturen die Kenntnis zur Bedeutung des allochthon über Fluß-Seston eingetragenen organischen Kohlenstoffs und des autochthon durch Primärproduzenten gebildeten Kohlenstoffs für unterschiedliche Konsumentengruppen in der Nahrungskette des Bodensees zu erweitern. Dabei wurde ein Schwerpunkt auf die bislang diesbezüglich nicht untersuchte makrobenthische Lebensgemeinschaft gelegt. Ein weiteres Ziel war die Erweiterung der Kenntnis von Nahrungsnetzbeziehungen innerhalb und zwischen den einzelnen Lebensräumen des Sees durch die Untersuchung der Isotopensignaturen einer Vielzahl von den Organismen.

In **Kapitel II** wird die räumliche und zeitliche Variabilität der allochthon eingetragenen und der autochthon im See gebildeteten Sinkstoffe untersucht. Analysiert werden die

Sedimentationsmuster von Kohlen- und Stickstoff an zwei Profundal-Stellen des Obersees mit Hilfe der Stabilen Isotopen $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$, Messungen von organischem Kohlenstoff, Kalzit, Dolomit, Chlorit, Korngrößen, Chlorophyll a, Kalzit/Dolomit und der C/N Verhältnisse der in Sedimentfallen aufgefangenen Sinkstoffe. Gewählt wurde die Probenstelle (WH) vor Wasserburg in 150 m Wassertiefe und die Probestelle (FG) vor Romanshorn in 100m Wassertiefe. Probestelle WH ist einem starken allochthonen Einfluss von Zuflüssen, insbesondere des Rheins unterworfen, während für die zuflussferne Stelle FG ein geringerer allochthoner Einfluss angenommen wird (IGKB 2009).

Im Folgenden soll zunächst die saisonale Entwicklung der Algen im See, dann deren Sedimentationsmuster dargestellt werden, um vor diesem Hintergrund abschließend die gefundenen Isotopensignaturen vorzustellen. Dafür wird allochthones Flusseston mit den autochthonen Primärproduzenten im Bodensee verglichen, als Basis für weitere Untersuchungen an große Seen.

Der Nahrung ist eine wichtiger Faktor, der das Wachstum des Makrobenthos beeinflusst. Speziell im Profundal von Seen ist das Benthos auf die Zufuhr von organischer Nahrung aus anderen Bereichen angewiesen. Im **Kapitel III** wird die Bedeutung der autochthonen Produktion und der allochthonen Zufuhr aus dem Einzugsgebiet des Gewässers für die makrobenthische Gemeinschafft (Chironomidenlarven und Oligochaeten) mit Hilfe der stabilen Isotope $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ untersucht. Die Ergebnisse werden durch weitere Sediment-Untersuchungen an den beiden Probenstellen wie der Bestimmung von Bakterienzahl, ATP, Leucininkorporation und Glukoserespiration und die Sedimentprofile für Sauerstoffgehalte und Redox-Potenziale ergänzt. Bei bisherigen Untersuchungen des Seebodens blieb zunächst offen, ob die Nahrungszufuhr der benthischen Organismen des Bodensees eher auf organische allochthon oder autochthon Quellen beruht. Allerdings ergaben die erhaltenen räumlichen Verteilungsbilder zumindest bei den Oligochaten deutliche Hinweise auf eine Dominanz der allochthonen Nahrungsversorgung.

In **Kapitel IV** wird die Nahrungsstruktur und die Bedeutung der primären Energiequellen (allochthone Einträge, Primärproduktion durch Makrophyten, Epiphyton und Phytoplankton) für unterschiedliche Konsumentengruppen (Filtrierer, Greifer, Detritivor) des Litorals mit Hilfe von stabilen Isotopen $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ [‰] untersucht. Betrachtet werden ausgewählte Organismen aus dem Litoral, dem pelagischen Supralitoral, der sublitoralen Lebensgemeinschaft an zwei Stationen, die sich mutmasslich stark hinsichtlich allochthoner Einträge unterscheiden: eine in der Nähe Mündung des Zuflusses Schussen und eine andere zuflussferne Station vor Uttwil am Schweizer Ufer. Neben der räumlichen Untersuchung der Lithoral-Benthosorganismen wird dabei auch die zeitliche Variabilität der Kohlenstoffquellen berücksichtigt.

Kapitel II

Zeitliche und räumliche Untersuchung des allochthonen und autochthonen Sestons an zwei Profundalstellen des Obersees



Forschungsschiff „Kormoran" des Instituts für Seeforschung Langenargen

1 Einleitung

Sedimentierenden organischen Substanzen (sPOM) kommt für das Verständnis des Lebensraums „Seeboden" eine besondere Bedeutung zu (Kaiser *et al.* 2004, Paetzold *et al.* 2005, Langhans *et al.* 2006). Nach IGKB (2009) beträgt der Gewichtsanteil von sPOM im Bodensee weniger als 5 % an der Gesamtsedimentation. Die Nahrungsversorgung der gesamten benthischen Lebensgemeinschaft des lichtlosen Profundals erfolgt jedoch ausschließlich über die Zufuhr von sPOM. Damit ist sPOM auch der wichtigste Kontrollfaktor von Redox-Zuständen, des Sauerstoffhaushalts des tiefen Wassers, des Stickstoff-KohlenstoffKreislaufes, sowie anderer Nährstoffe und der Schwermetalle (Bloesch & Uehlinger 1986). Außerdem sind Flussfrachten und Sedimentationsraten von organischem Material ein wichtiger Parameter für verschiedene Modelle der Seensanierung (Bernasconi *et al.* 1997).

In diversen Studien über sPOM wurden wichtige Informationen über den Transport von Nährstoffen (Hilton *et al.* 1986), die Änderung in der Primärproduktivität, Planktondynamik (Bunn & Boon 1993, Matthews & Mazumder 2006, Taipale *et al.* 2007), Eutrophierung durch antropogene Beeinflussung (Eddins 2000) und den Beitrag des allochthonen versus autochthonen und autotrophen versus heterotrophen Kohlenstoffes (Sackett 1964, Leventhal 2004, Pace *et al.* 2004, Carpenter *et al.* 2005, Cole *et al.* 2006) in Gewässern zusammengetragen.

Die Konzentration fast aller Ionen, wie Ca^{2+}, Mg^{2+}, Na^{+}, K^{+}, Carbonat, Sulfat, ist primär durch natürliche geochemische Verhältnisse im Einzugsgebiet geprägt. Schwankungen der Konzentrationen sind entweder biogen bedingt (z.B infolge Carbonatfällung) oder ergeben sich aus dem unterschiedlichen Eintrag durch die Zuflüsse (IGKB 2004). Am Bodensee zeigte die Fracht von POC eine Bandbreite mit Werten von 33.000 bis 80.000 Tonnen; ca. 70 % des Einzugsgebiets sind alpine Gebiete. Bei einem starken West- Ost-Gradienten des Niederschlages entspringt mehr als 90 % des Wasserflusses aus den alpinen Regionen und betritt den See im östlichen Seeteil (Güde *et al.* 1998). Der größte Zufluss ist der Alpenrhein, der ca. 3 Mio m^3 Fest- und Schwebstoffe liefert (Lambert 1989). Die Zuflüsse bringen allochthonen organischen Kohlenstoff und Stickstoff (Ferber *et al.* 2004), denen eine einflussreiche Rolle für die biogeochemischen Prozesse im pelagischen und benthischen Ökosystem zukommen kann (Lehmann *et al.* 2004a, Cole *et al.* 2006).

Signaturen der stabilen Isotope $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ können wertvolle geochemische Informationen über biogeochemische Prozesse in Süßwasser und marinen Ökosystemen liefern (Minigawa & Wada 1984, Meyers & Eadi 1993, Meyers & Ishiwatari 1993, Hedges *et al.* 2001, Leventhal 2004, Lawson *et al.* 2004). Die $\delta^{13}C$-Werte sind eine wichtige Interpretationshilfe, um das Verständnis der verschiedenen Quellen des Kohlenstoffes und damit des Kohlenstoffkreisslaufes

in marinen Gewässern (Leventhal 2004) wie auch in Binnengewässern (Hecky & Hesslein 1995, Gu *et al.* 1996, Bernasconi *et al.* 1997, Ostrom *et al*. 1998, Lehmann *et al.* 2002, 2004a, Hein *et al*. 2003) zu vertiefen. Normalweise definieren die Konzentrationen von POC und die δ^{13}C-Werte häufig die Quelle und das Umfeld des organischen POC, das im Sediment abgelagert wird (Leventhal 2004). Mit Hilfe von δ^{13}C-Werten ist es prinzipiell möglich, organisches Material der terrestrischen Primärproduzenten (allochthon eingetragenes Fluß-Seston) von planktischen Primäproduzenten zu unterscheiden (Hodell & Schelske 1998, Eddins 2000, Grey 2006). Pelagische Primärproduzenten weisen niedrigere δ^{13}C-Werte (POC= -32 ‰; France 1995, Straile & Voss unveröffentlicht) als terrestrische Pflanzen (28± 1‰ ;Peterson & Fry 1987, Leventhal 2004) und litorale Primärproduzenten (benthische Algen, Epyphyten oder Makrophyten (-27±1,6 ‰; Gu *et al*., 1994, France 1995) auf. Es ist wichtig, hierbei längere Expositionen zu vermeiden, da diese aufgund mikrobieller Aktivität zu Änderunungen im POC führt (Bloesch & Burns 1980, Sackett 1989, Gries 1995, Hodell & Schelske 1998, Eddins 2002), was wiederum die stabilen Kohlenstoffisotope (δ^{13}C) beeinflussen kann (Galimov 2006).

Der Stickstoff (N) kommt als gelöstes Gas ins Wasser entsprechend dem Gleichgewicht mit dem Luftstickstoff (N_2) und über die Zuflüsse als Nitrat bezw. als Ammonium oder in organisch gebundener Form (Ferber *et al.* 2004). In Sedimenten finden wir ihn in der Regel organisch gebunden, z.B. in Aminosäuren, und in pflanzenverfügbarer Form als Nitrat (NO_3) und Ammonium (NH_4). Er unterliegt wie der organische Kohlenstoff intensiven biochemischen Umsatzprozessen (Ferber *et al.* 2004, IGKB 2004). Stabile Stickstoffisotope (^{15}N /^{14}N) konnten bei verschiedenen Untersuchungen zur Bestimmung der Kontaminationsquellen von Süßwasser eingesetzt werden (Kreitler 1974, 1979, Showers *et al.* 1990, Spalding *et al.* 1993, Wilson *et al.* 1994, Bohlke & Denver 1995, Lindau *et al.* 1997, Lehmann *et al.* 2004b). In Seesedimenten wurden z.B. δ^{15}N-Werte von circa 10 ‰ beobachtet, was auf den Ursprung von synthetischen Rückständen hinweist (Lindau *et al.* 1997, Guerrero & Berlanga 2000, Ferber *et al.* 2004). Jedoch wurde die Variabilität der δ^{15}N-Werte aus organischem Material im Vergleich mit δ^{13}C in Gewässern weniger untersucht. Ein Grund dafür ist die komplizierte Natur des Stickstoffkreislaufes (Bernasconi *et al.* 1997, Lehmann *et al.* 2004b). Die Probleme könnten auf die Vermischung und den teilweisen Austausch von δ^{15}N-Stickstoff zwischen den Quellen und der noch nicht ausreichend untersuchten Fraktionierung des δ^{15}N in der Wassersäule und im Sediment zurückzuführen sein (Mariotti *et al.* 1981, Lindau *et al.* 1997).

Änderungen in der Phytoplanktonartenverteilung (Vuorio *et al.* 2006), Denitrifikation in der Wassersäule (Hodell & Schelske 1998) oder im Beitrag von allochthoner oder heterotropher Quellen (Voβ & Struck 1997, Merriam *et al.* 2002,) können ebenfalls die δ^{15}N Gehalte des organischen Materials (OM) beeinflussen (Minigawa & Wada 1984, Meyers & Ishiwatari 1993,

Lehmann *et al.* 2004b). Einträge des gelösten Stickstoffes aus den externen Quellen beeinflussen wesentlich die δ^{15}N Dynamik in einem See. Diese allochthonen Einträge können den δ^{15}N-Wert des DIN = **d**issolved **i**norganic **n**itrogen, d.h. gelösten anorganischen Stickstoffs stark beeinflussen (Teranes & Bernasconi 2000, Lehmann *et al.* 2004b). Ein Großteil des Stickstoffes der Biosphäre und der Hydrosphere wird durch die Fixierung des atmosphärischen Stickstoffes durch Mikroorganismen gebunden. Atmosphärischer Stickstoff wird in Ammonium umgewandelt. Die Moleküle behalten die isotopischen Eigenschaften des Luftstickstoffes (Lindau *et al.* 1997).

Zielsetzung

Aufgrund der geschildertern Bedeutung als Energiequelle für die biotischen Gemeinschaften des Sees wird in diesem Kapitel zunächst die räumliche und seitliche Variabilität des sedimentierenden organischen Materials sPOM mit Hilfe der δ^{13}C und der δ^{15}N Isotopen im Bodensee betrachtet. Damit sollen vor allem Aussagen zum relativen Beitrag des allochthonen Flusssestons im Vergleich zur autochthonen Energieversorgung aus der Primärproduktion im Bodensee ermöglicht werden.

2 Material und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet:

2.1.1 Der Bodensee

Der Bodensee ist mit 539 km^2 Oberfläche und bis zu 254 Metern Tiefe ein großer voralpiner monomiktischer See und nach dem Genfer See und dem Plattensee der drittgrößte Binnensee Mitteleuropas. Die drei Anliegerländer Deutschland, Schweiz und Österreich teilen sich die Hoheitsrechte ohne feste Grenzen auf dem See.

Das Einzugsgebiet des Bodensees einschließlich Seefläche umfasst rund 11.500 km^2. Der Bodensee selbst besteht aus zwei Seeteilen, die sich in vielen Merkmalen voneinander unterscheiden: dem sehr viel größeren und tieferen Obersee (mit Überlinger See) und dem flachen Untersee. Nach seinem ökologischen Zustand kann der Obersee zum Zeitpunkt der Untersuchungen als schwach mesotroph bezeichnet werden (Amt der Vorarberger Landesregierung 2005).

Mit einem Gesamtvolumen von rund 50 km^3 trägt der Bodensee mit einem Anteil von immerhin 0,04 % zum Gesamtvolumen der Süßwasserseen der Erde bei (Wagner *et al.* 2002). Bemerkt sei noch, dass der Bodensee eines der wichtigsten Trinkwasserreservoire Europas darstellt. Er liefert Wasser für über 4 Millionen Menschen im südwestdeutschen Raum und in der Ostschweiz.

Das Bodenseegebiet zählt zu den intensiv genutzten Regionen Europas. Besonders stark ist der Nutzungsdruck in den weiten Talschaften, z.B. des Alpenrheins und im Bereich des Seeufers, wo ein Großteil der Flächen durch Siedlung, Verkehrswege und Industrie beansprucht wird und die landwirtschaftliche Nutzung das Landschaftsbild weitgehend bestimmt (IGKB 2004).

In den Bodensee münden mehr als 200 Flüsse, Bäche und Gräben. Der größte Zufluss ist der Alpen-Rhein, dessen Einzugsgebiet bei einem Flächenanteil von 56,1 % (= 6.119 km^2) knapp zwei Drittel des dem Bodensee zufließenden Wassers liefert.

2.1.2 Der Alpenrhein als wichtigster Bodensee-Zufluss

Der Alpenrhein ist der wichtigste Wasserlieferant für den Bodensee. Mit einem mittleren Abfluss von 233,2 m^3/s, führt er mehr als 60 % der jährlichen Wassermenge (ca. 7,3 Milliarden m^3) zu. Mit einem ausgeprägtem Abflussmaximum im Juni und einem Minimum im Winter kann der Bodensee „nivalen Regime" zugeordnet werden (IGKB 2004). Der Alpenrhein ist gekennzeichnet

durch erhebliche jahreszeitliche und nutzungsbedingte Abflußschankungen sowie einem hohen Feststofftransport von jährlich 3 Mio m³ Fest- und Schwebstoffen (Lambert 1989).

Für die Untersuchungen in dieser Arbeit wurden im Obersee zwei Stationen mit unterschiedlicher Nähe zu Flussmündungen ausgewählt und die in Sedimentfallen gesammelten Sinksstoffe auf mineralogische, chemische und biologische Parameter untersucht. Die Position der Untersuchungstelle wurden per GPS bestimmt; Koordinaten werden hier im Gauss-Krüger-Format (GK) Meridianstreifensystem angegeben. Die Station Wasserburg-Hagnau (WH) vor Wasserburg (GK-Koordinate: Rechtswert 5268827; Hochwert 3545191) ist durch allochthon dominierte Sedimentation charakterisiert. Dagegen ist die Station Fischbach-Güttingen (FG) vor Romanshorn (GK: Rechtswert 5273597 und Hochwert 3526896) durch vorwiegend autochthone Sedimentation bestimmt.

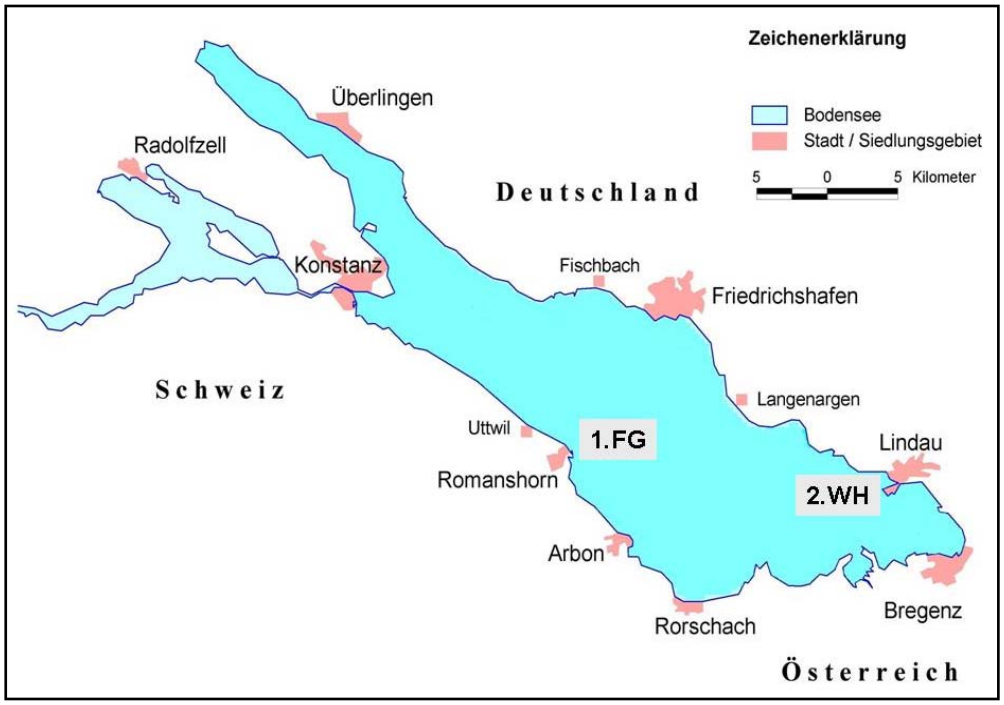


Abbildung II-1: Karte des Bodensees. Probenstelle 1 FG: vor Romanshorn bei 100 m Wassertiefe. Probestelle 2 WH: vor Wasserburg, bei 144 m Wassertiefe. Kartographie und Be-arbeitung: Dipl-Ing. (FH) R. Obad. Institut für Seeforschung Langenargen.

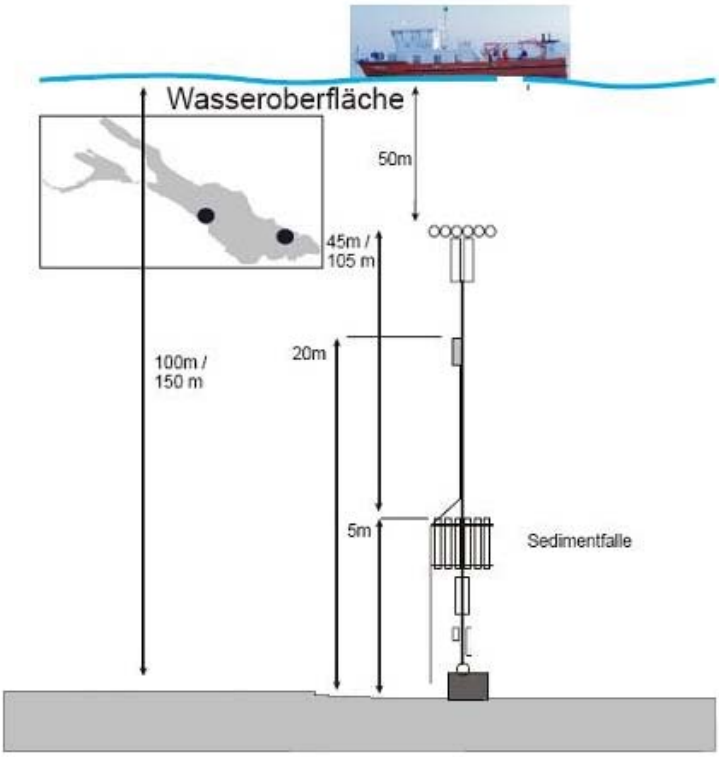


Abbildung II-2: Die Sedimentfalle „Stationäre Sammler. Bearbeitung von Dr. T. Wessels bei IGKB 2009.

2.2 Probenahme

2.2.2 Sinkstoffe

Im Rahmen des Institutsprogramms BUS (**B**odensee-**U**ntersuchung-**S**eeboden, IGKB 2009) fand 2005 ein Sedimentfallenprogramm statt. Die Sinkstoffe wurden mit offenen langen röhrenförmigen Sedimentenfallen eingefangen (Höhe: 60 cm, Durchmesser: 10,5 cm). Die Sedimentfallen wurden vertikal in der Wassersäule an zwei Probestellen 5 Meter über dem Seeboden angebracht (Abb. II-2).

Dabei wurden die Fallen jeweils 14 Tage exponiert, um genügend Sinkstoffe zur Durchführung der Messungen zu sammeln. Die Sedimentfallen an den zwei ausgewählten Messstationen wurden von Februar 2005 bis Februar 2006 eingesetzt. Sie wurden nicht länger als 14 Tage exponiert, um die Veränderung durch organische Umsetzung von Mikroorganismen möglichst gering zu halten (Bloesch & Burns 1980). Mit diesem Datensatz sollte vor allem das „typische" Sedimentationsmuster für die jeweiligen Probestellen herausgearbeitet werden. Die Sedimentationsraten zeigten einen deutlichen Unterschied zwischen den Stellen WH und FG

(Abb. II-4). Zusätzlich erbrachte das Hochwasser 2005 die Gelegenheit, die Auswirkungen eines Extremereignisses auf das Sedimentationsgeschehen qualitativ und quantitativ zu erfassen.

Aus den Sinkstoff- und Freiwassermessungen des BUS-Programms wurden hier neben den Verhältnissen der stabilen Isotope $\delta^{13}C$; $\delta^{15}N$ [‰] die Parameter Gesamt-Sedimentationsraten [g TG/m²/Tag], Sedimentationsrate von organischem und anorganischem Kohlenstoff [g C/m²/Tag; %], Sedimentationsrate von Chlorophyll a [µg/m^2/Tag], C/N Verhältnisse, und Phyto-Planktonentwicklung besonders berücksichtigt.

2.2.3 Elementaranalysen

Organische und anorganische Kohlenstoffbestimmung

Aus den Kohlenstoffanalysen werden Gesamtkarbonatgehalt und der Anteil organischerSubstanz berechnet (Summe aus allochthon eingetragenem und autochthon gebildetem Kohlenstoff). Die Infrarotspektroskopie (C/S-Analysator; LECO-Serie: CS-125), auch IR-Spektroskopie genannt, ist ein Verfahren der instrumentellen Analytik, mit dem Strukturaufklärungen und Identitätsprüfungen von organischen und anorganischen Stoffen in festem, flüssigem oder gasförmigem Zustand durchgeführt werden können (Günzler *et al.* 1996). Die Bestimmung des organischen Kohlenstoffes erfolgt in zwei grundlegenden Verfahrensschritten, zuerst die möglichst vollständige Oxidation zu CO_2 aller in der Probe befindlichen Kohlenstoff-Verbindungen unter Hochtemperaturverhältnissen (TC= Gesamt-Kohlenstoff), dann separat die Bestimmung des durch Ansäuerung freigesetzten CO_2 (TIC= Total anorganische Kohlenstoff).

Zur Analyse des Gesamtkohlenstoffes (TC) wird eine Probeneinwaage von 100 mg Trockengewicht des gemahlenen Sedimentkernes bzw. der Sedimentfallen- Sinkstoffe in einem Hochfrequenz-Induktionsofen verbrannt. Aus den Verbrennungsgasen wird zunächst der Wasserdampf entfernt. Die Gase aus der Verbrennungskammer werden durch einen Katalyseofen geleitet, wo Kohlenmonoxid in CO_2 und Schwefeldioxid in SO_3 oxidiert werden. Das entstandene CO_2 und SO_3 wird anschließend zu den entsprechenden IR-Zellen weitergeleitet und gemessen. Die Messergebnisse werden mit Hilfe der Kalibrationsfaktoren vom Mikroprozessor umgerechnet und der Gesamtkohlenstoff und Schwefelgehalt digital angezeigt.

Für die anorganische Kohlenstoffanalyse (TIC) werden 100 mg der gemahlenen Probe mit 2 ml einer 16 % igen Salzsäurelösung angesäuert. Nach einer Aufschlusszeit von 120 Sekunden wird das aus den Karbonaten (z.B. Calciumcarbonat, Calcium-Magnesiumcarbonat) durch die Salzsäure gelöste Kohlenstoffdioxid über eine Chlorfalle direkt der IR-Zelle zugeführt und gemessen.

Gesamtkohlenstoff - (TC) und anorganische Kohlenstoffanalyse (TIC) werden getrennt durchgeführt. Nach der Differenzmethode wird der organische Kohlenstoffgehalt (TOC) aus der Differenz (TC) - (TIC) in Prozent errechnet. Die Bestimmungen des gesamten organischen und anorganischen Kohlenstoffes wurden im sedimentologischen Labor des Seenforschungsinstituts Langenargen durchgeführt.

Stickstoffbestimmung

Die Stickstoffdaten wurden mit einem Elementaranalyser bestimmt. Zwei bis drei mg Sedimentprobe wurden in Zinnkapseln eingewogen und dann im Helium-Gassstrom bei Sauerstoffzugabe verbrannt. Die Trennung von Kohlenstoff und Stickstoff wurde mit Säulenchromatographie vorgenommen. Detektiert wurde C und N abschließend am Wärmeleitfähigkeitsdetektor. Die Stickstoffmessungen wurden an der Universität Konstanz durchgeführt.

2.2.4 Sestonanalyse

Die Sestonproben (Phytoplankton+Schwebstoffprobe) wurde jeweils an der tiefsten Stelle (240 m Tiefe) des Sees genommen. Es wurden zwei Proben aus 2-3 m Seetiefe mit einem Schöpfer entnommen. Eine 100 ml Probe wurde mit Utermöhlscher Lösung fixiert und die zweite 2 liter Probe wurde mit einem 47 mm Glasfilter (0,7 µm) filtriert. Die quantitative Bestimmung der Algenbiomasse auf den 47 mm Glasfaserfiltern wurde gravimetrisch vorgenommen. Dafür wurde ¼ der Algenbiomasse von den Filter verwendet. Somit konnte berechnet werden, welcher Anteil des restlichen ¾ Filters mit dem korrekten Kohlenstoffgehalt für die Isotopenanalyse verwendet werden muß. Mit der gravimetrischen Methode kann die Biomasse (B) direkt aus der Differenz des Gesamt-Trockengewichtes (TG) zum Trockengewicht nach Verbrennung der organischen Bestandteile (PIM) bestimmt werden: B= TG-PIM.

Die mit Utermöhlschem Gemisch fixierte Probe wird vorsichtig geschüttelt und in den auf der Kammer liegenden Zylinder gefüllt. Nach ca. 24 Stunden sind alle Zellen, abgesunken und liegen in einer Ebene. Das Deckglas wird an den Zylinderrand angelegt und über den Probenraum geschoben. Nun wird die Probe an einem Umkehrmikroskop ICM 405 ausgezählt.

2.2.5 Extraktion für Pigmentanalytik

Die Extraktion der Proben entsprach im Wesentlichen dem von Reuss & Conley (2005) empfohlenen Vorgehen. Die Extrakte wurden mit Hilfe der HPLC entsprechend der in Schmid & Stich (1995) beschriebenen Methode gemessen. Mit dieser Methode werden seit Jahren die Zusammensetzung und Konzentrationen von Proben aus dem Pelagial (IGKB) und Litoral (SFB) des Bodensees und aus kleinen Seen erfolgreich untersucht (Lenhard 1995, IGKB 2009). Um die Homogenität der Probenstellen bewerten zu können, wurden die drei pro Probenstelle

entnommenen Parallel-Kerne einzeln bearbeitet. Die Pigment-Analysen wurden im HPLC-Labor des Seenforschungsinstituts durchgeführt.

2.2.6 Die mineralogischen Parameter

Die Messungen von organischem Kohlenstoff [%], Kalzit cps *(counts per second),* Dolomit [cps], Chlorit [cps], Korngrößen (4;16;31;63 µm), wurden im sedimentologischen Labor des Seeforschungsinstituts durchgeführt (IGKB 2009).

2.2.7 Statistische Analyse

Die Relationen zwischen den folgenden Parametern $\delta^{13}C$ [‰], $\delta^{15}N$ [‰], Stickstoff [%], organischem Kohlenstoff [%]; Chlorit [cps], Sedimentationsraten [g/m^2/Tag], Kalzit [cps], Dolomit [cps], Korngrößen (4; 16; 31; 63 µm) und der Sedimentationsrate von Chlorophyll a [µg/m^2/Tag] wurden mittels unterschiedlicher statistischer uni- und multivariater Analysen untersucht, z.B. Varianzanalyse (ANOVA), lineare Regressionen und multiple lineare Regression (Hair *et al.* 1979) sowie Kovarianzanalyse und Faktorenanalyse.

Die Faktorenanalyse nach Sokal & Rohlf (2002), ist eine weit verbreitete Technik zur Verringerung von multivariaten Problemen. Sie dient dazu, umfangreiche Datensätze zu strukturieren, zu vereinfachen und zu veranschaulichen, indem viele statistische Variablen zu wenigen aussagekräftigen Faktoren zusammengefasst werden (Petersen *et al.* 2001).

2.3 Aufbereitung der Proben für die Isotopenmessungen

Wichtig für die Aufbereitung der Proben ist, dass die Linearität des Detektors nur für einen bestimmten Mengenbereich gewährleistet und kalibriert ist. Daher muss die Gesamtmenge eines zu bestimmenden Isotopengemischs vorher recht genau bestimmt und in definierten Mengen in die Messkapseln eingefüllt werden. Weil die Kalibration des Massenspektrometers nur im Bereich zwischen 0,1 mg und 0,4 mg organischen Kohlenstoffgehalt gültig ist, wurde für jede Probe der organische Kohlenstoffgehalt mit der Annahme von 50 % der Trockenbiomasse berechnet.

2.3.1 Entfernung von anorganische Kohlenstoff (Karbonat)

Es wurde die Methode der „HCL-Fumigation" (Austreibung) angewendet (Harris *et al.* 2001), da diese geeignet ist um Karbonatgehalte von mehr als 75 % aus den Sedimenten zu entfernen. Die Karbonate wurden nach 6-8 Stunden als CO_2 vollständig freigesetzt. So wurde eine Teilprobe mit etwa 21 mg Trockenmaterial und 50 µl Wasser in eine 5 x 8 mm Ag-Kapseln

eingefüllt. Die Kapseln wurden acht Stunden in einen Exsikkator gelagert, in dem sich ein offener Becher mit 100 ml rauchender Salzsäure (12 M HCL) befand.

Die Sestonproben enthalten auch anorganischen Kohlenstoff. Aus diesem Grund wurden die filtrierten Proben über Nacht in dem Exsikkator mit der rauchenden Salzsäure stehen gelassen. Später wurden die Kapseln und die Sestonprobe bei 60 °C für vier Stunden in einem Offen getrocknet. Von jeder Sestonprobe wurden drei Teilproben genommen.

Zum Abschluss wurden die Kapseln mit den Sedimentproben geschlossen und die Sestonprobe in Ag-Kapseln eingefüllt und ebenfalls geschlossen. Das gesamte Set von 100 Messkapseln wurde anschließend zur Bestimmung des δ^{13}C-Wertes und für den Elementaranalysator bzw. den Massenspektrometer nach Freising (WZW, Dr. Rudi Schäufele) transportiert und dort gemessen.

2.3.2 Die δ^{15} N-Messungen

Bei den δ^{15}N-Messungen wurden ebenfalls von jeder Probe drei Teilproben genommen, jedoch wurden diese Proben nicht mit HCL behandelt, weil damit die δ^{15}N-Messungen beeinflusst werden könnten (Harris *et al.* 2001). Ingesamt wurden ein Set von 100 Messkapseln nach Freising transportiert und dort gemessen (siehe oben).

2.4 Isotopenmessungen

Die Isotopenmessungen erfolgten an einem Massenspektrometer. Dessen Komponenten sind in Abb. II-3 schematisch dargestellt: ElementarAnalysator (CarloErba NA 1110, CarloErba Instrumentazione, Milano, Italy), Interface (geändertes Conflo III; Finnigan MAT, Bremen, Deutschland) und Isotopenverhältnis-Massenspektrometer (Delta plus, Finnigan MAT, Bremen, Deutschland). An den Sinkstoffproben wurden in getrennten Messläufen sowohl die Stickstoff als auch die Kohlenstoff-Isotopen bestimmt. Jede Probe wurde dabei gegen ein Referenzgas gemessen (N_2 bzw. CO_2), das vorher mittels sekundären Isotopenstandards kalibriert worden war (IAEA-N1 und IAEA- N_2 für N_2, Genauigkeit der Kalibration ± 0,09 ; IAEA-CH6 für CO_2, Genauigkeit der Kalibration 0,06). Nach jeder zehnten Probe wurde ein fester Laborstandard mit ähnlichem C:N-Verhältnis wie die Proben selbst (fein gemahlenes Weizenmehl für Pflanzen- und Sedimentproben) gemessen. Die mit der Messung der Laborstandards verbundene Streuung (<0,2 Stabw. und <0,15 Stabw. für N_2 bzw. CO_2) wurde als Maß für die Genauigkeit der Messung der Proben angesehen.

Das Sediment wird in dem Elementar-Analysator zu CO_2 verbrannt, und im unterbrochenen Materialfluss an das Massenspektometer zur Analyse weitergeleitet. Die Isotopenzusammensetzung einer Probe wird gewöhnlich relativ zu einem Standard bestimmt und angegeben als:

$$\delta X = (R_{Probe}/R_{Standard}-1) X 1000$$

δ X bezeichnet das Isotopenverhältnis ($^{13}C/^{12}C$ oder $^{15}N/^{14}N$) einer Probe relativ zu einem Standard. Durch die Multiplikation mit den Faktor 1000 kann δ X in ‰ angeben werden. Als Standard für das Isotopenverhältnis von C wird PDB (PeeDee Belemnite) verwendet (Leventhal 2004), als Standard für N das Isotopenverhältnis der Luft (Guerrero & Berlanga 2000).

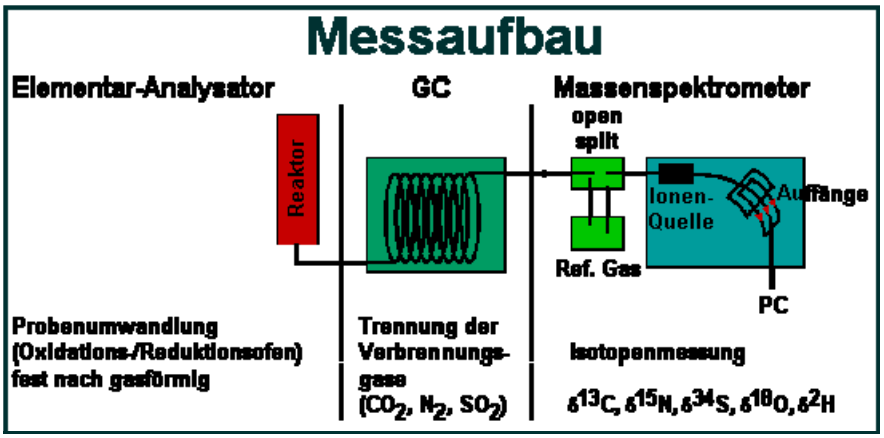


Abbildung II-3: Schematische Darstellung der Komponenten eines Massenspektrometers.

3 Ergebnisse

Die Ergebnisse wurden in vergleichender Weise für beide Untersuchungsgebiete dargestellt. So lassen sich gebietstypische Merkmale besser herausarbeiten, ohne Gefahr zu laufen, sich zu wiederholen. Gleichzeitig werden im direkten Vergleich quantitative Unterschiede der Stationen bezüglich Sedimentationsraten [g/m²/Tag], organischem und anorganischem Kohlenstoff [g/m²/Tag; %], C/N Verhältnisse, Verhältnisse der stabilen Isotope $\delta^{13}C$; $\delta^{15}N$ [‰] und qualitative Unterschiede der Planktonentwicklung in Wassersäule [µg/l] und Sedimentfalle [µg /m²/Tag] dargestellt. Zuerst werden die Parameter der Sedimentflüsse in den beiden Untersuchungszeiträumen gezeigt, danach die Planktondynamik und die Signaturen der stabilen Isotope $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ [‰].

3.1 Gesamtsedimentationsraten

Die Gesamtsedimentationsraten zeigten einen deutlichen Unterschied zwischen den Stellen (WH) und (FG) (Abb. II- 4; Tab. II-1). Die Sedimentation von Partikeln an der Stelle FG zeigten niedrige werte von 0,632 g/m²/Tag Anfang Mai, ca 6 g/m²/Tag im Juli und bis 21,676 g/m²/Tag Anfang September (Mittelwert ohne Hochwasser Ereignis 2,735 ± 2,437). Die Stelle WH zeigt im Vergleich eine höhere Sedimentation von Partikeln mit Werten von 2,50 g/m²/Tag Ende April, 27 g/m²/Tag im Mai/Juni (Schmelzwasser) und 69,943 g/m²/Tag Ende August (Mittelwert ohne Hochwasser 13,492 ± 11,13). Auch ohne Berücksichtigung des extremen Hochwasserereignisses vom 19. August 2005 war die Sedimentationsrate im Beobachtungszeitraum durchgängig an der Station WH gegenüber der Station FG deutlich erhöht.

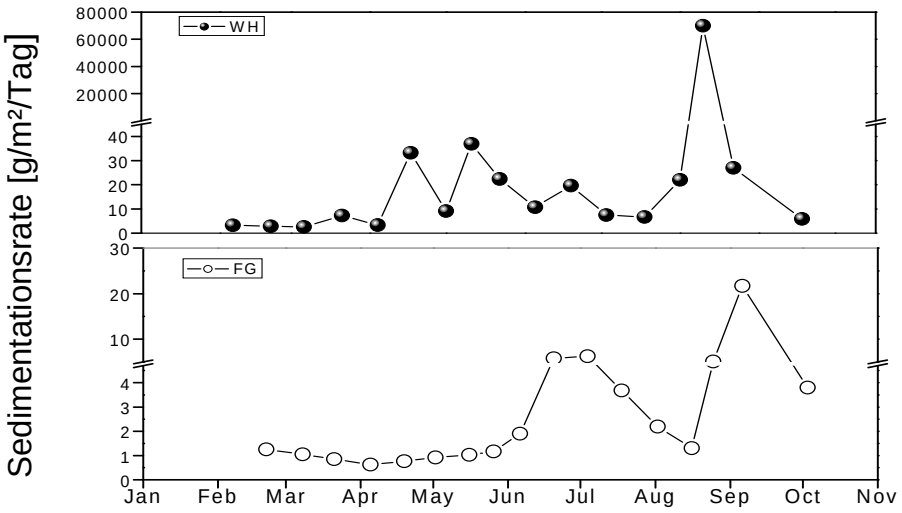


Abbildung II-4: Gesamtsedimentationsraten [g/m²/Tag] an den Stellen WH und FG.

3.2 POC-Fluss

Die Abbildung II-5 zeigt den Anteil in [%] von POC an der Gesamtsedimentation und die absolute Sedimentation von organischen Partikeln [g/m²/Tag] für die beiden Probestellen. Die Anteile von POC (Tab. II-1) sind an der Station WH (Median 1,2 %) niedriger als an der Station FG (Median 2,9 %).

Jedoch sedimentieren an der Stelle WH pro Jahr deutlich mehr organische Substanzen als an der Stelle FG. Die Sedimentation organischen Kohlentoffs (POC) beträgt an der Stelle FG von 0,02 bis 0,22 g/m²/Tag und bei der Stelle WH von 0,05 bis 1398,86 g/m²/Tag (Tab. II-1). Dabei war wiederum auffällig, dass die Unterschiede zwischen beiden Probestellen bis Mitte des Jahres besonders stark ausgeprägt waren, und sich dann im Juli einander näherten. In Folge der hohen Sedimentation von organischer Substanz Ende August an beiden Stellen fiel der Anstieg an der Stelle WH ungleich höher aus.

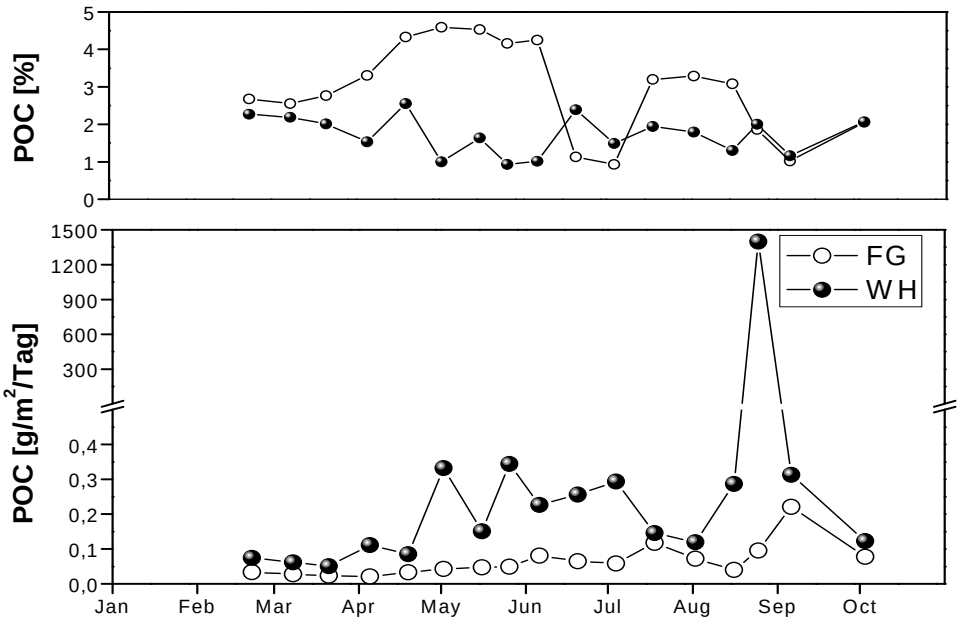


Abbildung II-5: Organische Sedimentation [g/m²/Tag] an den Stellen WH und FG.

Tabelle II-1: Sedimentationsraten [g/m²/Tag]; POC [%]; POC [g/m²/Tag] beim Untersuchungsgebiet WH (Zuflussnahe) und FG (ohne Zufluss).

Kennung	Eingesetzt Datum	Geborgen Datum	Tag	SED.Rates g/m²/Tag	POC [%]	POC [g/m²/Tag]
05FG01	14/02/05	01/03/05	15	1,25	2,68	0,03
05FG02	01/03/05	14/03/05	13	1,05	2,55	0,03
05FG04	14/03/05	29/03/05	15	0,85	2,77	0,02
05FG05	29/03/05	12/04/05	14	0,63	3,30	0,02
05FG07	12/04/05	26/04/05	14	0,76	4,33	0,03
05FG08	26/04/05	09/05/05	13	0,92	4,59	0,04
05FG10	09/05/05	23/05/05	14	1,03	4,53	0,05
05FG11	23/05/05	30/05/05	7	1,17	4,16	0,05
05FG12	30/05/05	13/06/05	14	1,90	4,25	0,08
05FG13	13/06/05	27/06/05	14	5,76	1,13	0,07
05FG14	27/06/05	11/07/05	14	6,25	0,93	0,06
05FG16	11/07/05	25/07/05	14	3,68	3,20	0,12
05FG17	25/07/05	09/08/05	15	2,19	3,29	0,07
05FG19	09/08/05	22/08/05	13	1,30	3,08	0,04
05FG20	22/08/05	30/08/05	8	5,10	1,86	0,09
05FG21	30/08/05	12/09/05	13	21,68	1,02	0,22
05FG23	26/09/05	10/10/05	14	3,80	2,05	0,08
05WH01	14/02/05	01/03/05	15	3,26	2,27	0,07
05WH02	01/03/05	14/03/05	13	2,82	2,19	0,06
05WH04	14/03/05	29/03/05	15	2,51	2,01	0,05
05WH05	29/03/05	12/04/05	13	7,27	1,53	0,11
05WH07	12/04/05	26/04/05	15	3,34	2,55	0,09
05WH08	26/04/05	09/05/05	13	33,24	1,00	0,33
05WH10	09/05/05	23/05/05	14	9,16	1,64	0,15
05WH11	23/05/05	30/05/05	7	36,97	0,93	0,34
05WH12	30/05/05	13/06/05	15	22,42	1,01	0,23
05WH13	13/06/05	27/06/05	13	10,72	2,39	0,26
05WH14	27/06/05	11/07/05	14	19,69	1,49	0,29
05WH16	11/07/05	25/07/05	14	7,49	1,94	0,15
05WH17	25/07/05	09/08/05	14	6,67	1,79	0,12
05WH19	09/08/05	22/08/05	14	22,02	1,30	0,29
05WH20	22/08/05	30/08/05	7	69943,08	2,00	1398,86
05WH21	30/08/05	12/09/05	14	26,98	1,16	0,31
05WH23	26/09/05	10/10/05	14	5,92	2,07	0,12

3.3 Phytoplanktonentwicklung

Nach einem Frühjahrsanstieg im April (Dominanz von Cryptophyceen mit dem Leitpigment Alloxanthin und von Diatomeen und Chrysophyceen mit dem Leitpigment Fucoxanthin) wurden ab Mai bis Mitte Juni geringere Algendichten beobachtet. In der zweiten Junihälfte folgte ein weiteres besonders stark ausgeprägtes Maximum mit großen Diatomeen (v.a. *Fragilaria, Asterionella, Synedra*). Während der nachfolgenden sommerlichen Planktonentwicklung bis Ende August bewegten sich die Algendichten auf mittlerem Niveau, wobei neben Diatomeen und Cryptophyceen auch Dinoflagellaten (v.a. *Ceratium hirundinella*) mit dem Leitpigment Peridinin und Grünalgen mit dem Leitpigment Chlorophyll b und Cyanophyceen mit dem Leitpigment Zeaxanthin beobachtet wurden (Abb. II-6). Das Hochwasser vom Ende August blieb ohne merkliche Auswirkungen auf die Phytoplanktonentwicklung. Im Winter wurde die übliche niedrige Biomasse gemessen.

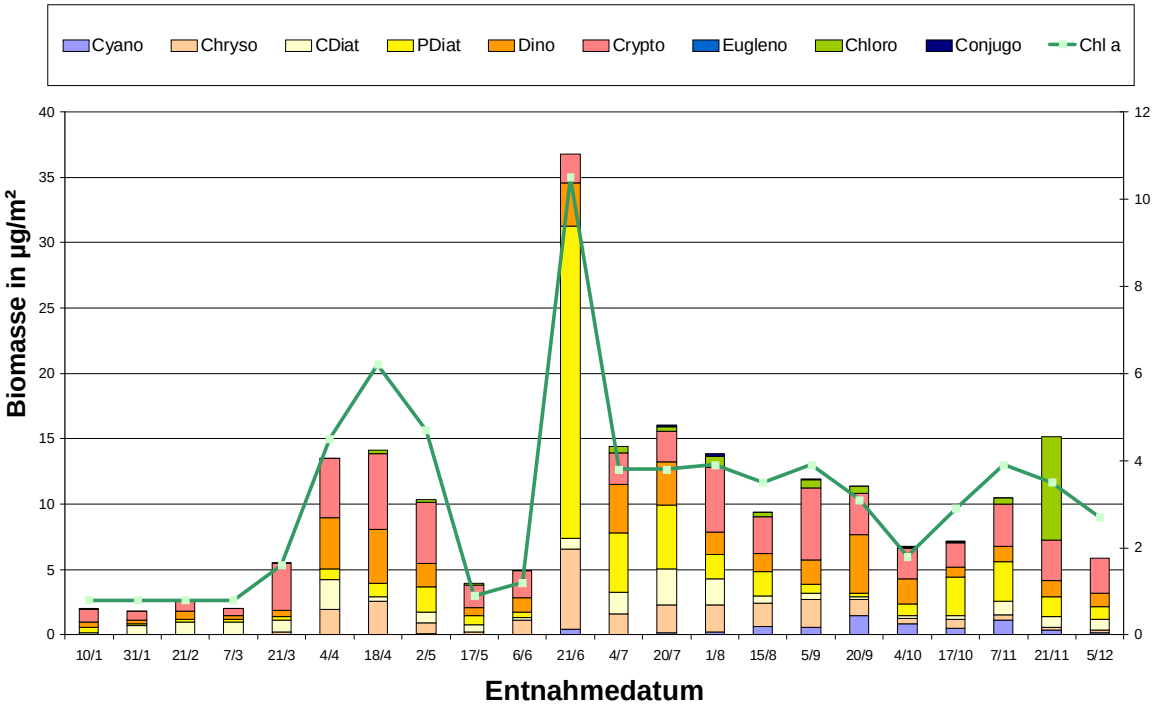


Abbildung II-6: Synopse Chl a [Linie] und Algenbiomassen mit Anteilen der Großgruppen [Balken]. Abkürzung: Cyano= Cyanophyceen; Chryso= Chrysophyceen; C Diat= Diatomeen; PDiat= Diatomeen; Dino= Dinoflagellaten; Crypto= Cryptophyceen; Eugleno= Euglenophyceen; Chloro= Chlorophyceen; Conjugo= Conjugatophyceen; Chla= Chlorophylla. Bearbeitung durch K.König/ R.Kümmerlin bei IGKB 2009.

3. 4 Algensedimentation in der Sedimenfalle.

Das direkte Maß für die autochthone organische Sedimentation ist sicherlich die Erfassung der Sedimentation von Planktonorganismen bzw. deren Resten. Hierzu stehen die für alle Proben erfassten Gehalte der Algenpigmente zur Verfügung. Es zeigte sich, dass an beiden Stationen ein erster Anstieg der Algenpigmente ab Ende April zu beobachten war, wobei dieser hauptsächlich die Pigmente Alloxanthin, Fucoxanthin und Zeaxanthin der Algenklassen Cryptophyceen, Diatomeen, Cyanophyceen betraf. Danach war Ende Juli ein zweiter besonders ausgeprägter Anstieg zu beobachten, der von Fucoxanthin (Diatomeen) dominiert war. In der darauf folgenden spätsommerlichen-frühherbstlichen Phase nahm der relative Anteil von Alloxanthin (Cryptophyceen) wieder zu, während derjenige von Fucoxanthin zurückging. Die herbstliche Entwicklung war dagegen wieder durch eine Dominanz von Fucoxanthin und einem zusätzliche Anstieg von Zeaxanthin gekennzeichnet (Abb. II-7).

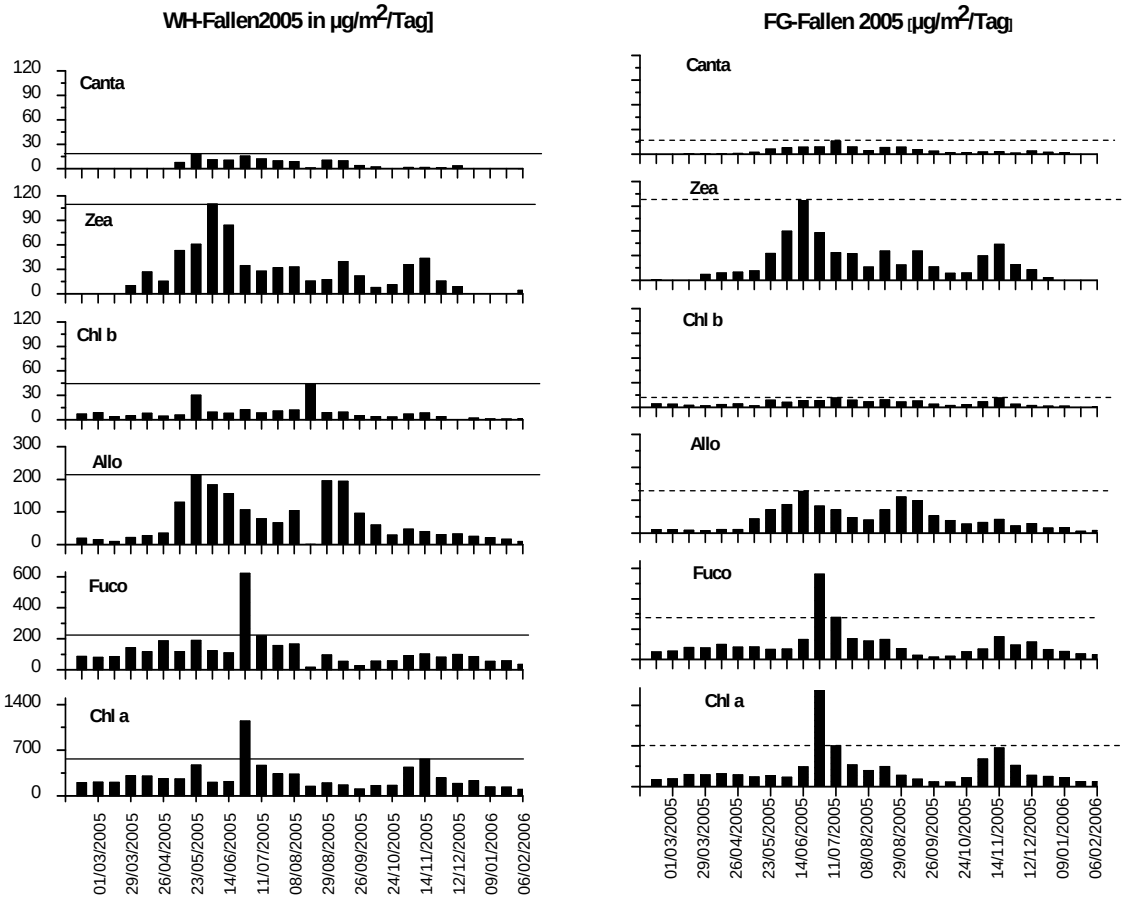


Abbildung II-7: Synopse Sedimentation von Algenpigmenten an den Stellen FG und WH [µg/m^2/Tag]. Abkürzung: Canta= Cantaxanthin; Zea= Zeaxanthin; Chlb= Chlorophyll b; Allo= Alloxanthin; Fuco= Fucoxanthin; Chla=Chlorophyll a. Der Strich bezeichnet die letzte Probe vor dem Hochwasser.

3.5 Isotopenmessungen

Die Isotopenverhältnisse der organischen Sinkstoffe wurden aus den zwei Messstationen von Februar bis Oktober 2005 jeder 14 Tage beprobt. Es wurden immer drei Subproben von jeder Probenahme an jeder Stelle gemessen. Ingesamt wurden aus 102 Sinkstoffproben die Werte von δ^{13}C ‰ und δ^{15}N ‰ bestimmt. Nach den Ergebnissen der Varianzanalyse sind die Mittelwerte der Isotopensignaturen von δ^{13}C (ANOVA, $F_{1,32}$ = 24,9; $p<0,05$) und δ^{15}N (ANOVA, $F_{1,32}$ = 4,5; $p<0,05$) des Sinkstoffes zwischen beiden Profundal-Stellen signifikant verschieden (Anhang II-1).

3.5.1 Kohlenstoffisotope als Marker der Produktionsquellen

In Abbildung II-8 sind die δ^{13}C-Werte der zwei Profundalstellen WH und FG dargestellt. Die δ^{13}C-Werte aus WH weisen insbesondere im Zeitraum von April bis Anfang August deutlich schwerere Signaturen auf als die von FG. Die Signaturen in WH schwanken zwischen -26,50 und -30,90 ‰, für FG von -33,10 bis -29,30 ‰. Die Stelle WH wies mit -26,50 ‰ (nach dem Hochwasser Ende August) die schwerste Signatur aller Messungen auf. Dieses Ereignis schlug sich im Sedimentfallenmaterial der „authochthonen" Stelle FG verzögert und deutlich gedämpft nieder. Dort wurde ab Ende August nur ein leichter Anstieg zu schwereren δ^{13}C Signaturen (± -29,40 ‰) registriert, der auch im Vergleich zu Stelle WH erst mit 2 Wochen Verzögerung seinen Höhepunkt erreichte. Demgegenüber wurden an der Stelle (FG) mit Werten im Bereich von δ^{13}C-Werte= -32 ‰ deutlich leichtere Anteile gefunden.
Im vorhergehenden Jahr 2004 wurde zum Zeitpunkt der Phytoplankton-Blüte aus der Seemitte eine Seston Probe genommen. Die entsprechenden Mittelwerte der δ^{13}C und der δ^{15}N des Sestons sind -32,12± 0,63 ‰ und 4,16 ± 0,43 ‰.

3.5.2 Stickstoffisotope als Marker der Produktionsquellen

Die Ergebnisse von Messungen der δ^{15}N-Sinkstoffe haben gezeigt, daß flussbürtige Sestone keine synthetischen Rückstände in den Bodensee einbringen. Die δ^{15}N-Signaturen lagen mit (< 7 ‰) deutlich niedriger als die für derartige Substanzen zu erwartenden Werte (ca. 10 ‰; Lindau *et al.* 1997, Ferber *et al.* 2004). Bei den chemischen BUS-Untersuchungen waren solche Stoffe allenfalls in Spuren (ng - µg) nachzuweisen (IGKB 2009).

In Abbildung II-9 sind die δ^{15}N-Werte der zwei Probenahmestellen WH und FG dargestellt. Mit der Ausnahme des δ^{15}N-Wertes Anfang April weisen die δ^{15}N-Werte aus FG schwerere Signaturen auf als die von WH. Der maximale Unterschied der δ^{15}N -Werte zwischen den Stellen

beträgt Anfang Mai 2,57 ‰. Die Signaturen in FG schwanken zwischen 7,36 bis 4,71 ‰ und in WH zwischen 7,13 bis 3,61 ‰. Die δ^{15}N-Werte lagen in einem ähnlichen Bereich an beiden Untersuchungsstellen (Mittelwert FG= 5,80 ‰; WH= 5,10 ‰).

Die δ^{15}N-Werte aus den Sinkstoffen zeigen saisonale Veränderungen. An der Stelle FG zeigen die Werte im Winter mit Mittelwert von 7,29 ‰ schwerere Signaturen als im Sommer und Frühling - Mittelwert 5,49 ‰. Die gleiche Situation wurde bei den Sinkstoffen von Stelle WH gefunden: Im Winter Werte von ± 6,47 ‰, im Frühling und Sommer von ± 4,77 ‰. Nach den Ergebnissen der Varianzanalyse sind die Mittelwerte der δ^{15}N -Isotopensignaturen der Sinkstoffe an der Stelle FG im Winter und im Frühling-Sommer (ANOVA, $F_{1,14} = 27{,}8$; $p<0{,}05$) und an der Stelle WH im Winter und im Frühling-Sommer (ANOVA, $F_{1,14} = 10$; $p<0{,}05$) signifikant verschieden (Anhang II-1).

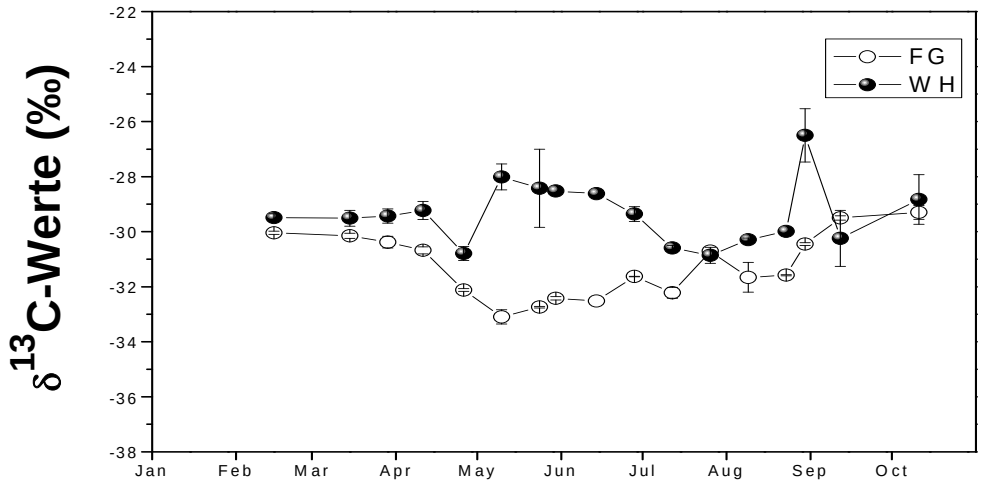


Abbildung II-8: δ^{13}C-Werte des Sedimentfallenmaterials an den Standorten FG und WH.

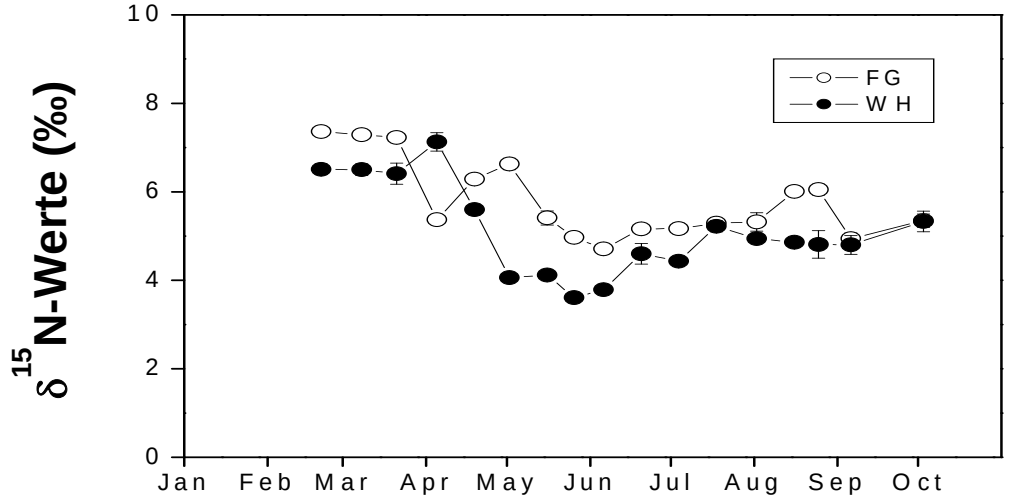


Abbildung II-9: δ^{15}N-Werte des Sedimentfallenmaterials an den Standorten FG und WH.

Tabelle II-2: Stabile Isotope $\delta^{13}C$ [‰] und $\delta^{15}N$ [‰]; Prozent von Gesamt- und anorganischem Kohlenstoff, Prozent von Stickstoff und Verhältnis C/N am Untersuchungsgebiet WH [Zufluss nahe] und FG [ohne Zufluss].

Proben	Eingesetzt Datum	Geborgen Datum	Mittelwert $\delta^{13}C$ [‰]	Mittelwert $\delta^{15}N$ [‰]	Mittelwert Cges. [%]	Mittelwert N [%]	Mittelwert Canorg [%]	Mittelwert Corg [%]	Mittelwert C/N
05FG01	14/02/05	01/03/05	-30,04	7,36	8,67	0,42	5,99	2,68	6,34
05FG02	01/03/05	14/03/05	-30,15	7,29	7,56	0,45	5,01	2,55	5,71
05FG04	14/03/05	29/03/05	-30,38	7,23	7,41	0,45	4,64	2,77	6,20
05FG05	29/03/05	12/04/05	-30,68	5,37	7,27	0,41	3,97	3,30	8,01
05FG07	12/04/05	26/04/05	-32,12	6,29	8,49	0,41	4,16	4,33	10,60
05FG08	26/04/05	09/05/05	-33,10	6,63	8,60	0,71	4,01	4,59	6,43
05FG10	09/05/05	23/05/05	-32,74	5,41	8,25	0,75	3,72	4,53	6,05
05FG11	23/05/05	30/05/05	-32,42	4,97	7,52	0,62	3,36	4,16	6,74
05FG12	30/05/05	13/06/05	-32,52	4,71	8,72	0,74	4,47	4,25	5,72
05FG13	13/06/05	27/06/05	-31,63	5,16	10,07	0,23	8,94	1,13	4,89
05FG14	27/06/05	11/07/05	-32,22	5,17	10,06	0,26	9,13	0,93	3,61
05FG16	11/07/05	25/07/05	-31,71	5,29	10,70	0,51	7,50	3,20	6,31
05FG17	25/07/05	09/08/05	-31,66	5,32	11,80	0,53	8,51	3,29	6,24
05FG19	09/08/05	22/08/05	-31,58	6,01	11,40	0,50	8,32	3,08	6,11
05FG20	22/08/05	30/08/05	-30,45	6,05	6,64	0,28	4,78	1,86	6,76
05FG21	30/08/05	12/09/05	-29,50	4,94	3,27	0,18	2,25	1,02	5,67
05FG23	26/09/05	10/10/05	-29,30	5,35	4,00	0,34	1,95	2,05	6,01
05WH01	14/02/05	01/03/05	-29,49	6,51	6,21	0,32	3,94	2,27	7,10
05WH02	01/03/05	14/03/05	-29,51	6,50	6,08	0,30	3,89	2,19	7,30
05WH04	14/03/05	29/03/05	-29,43	6,41	5,51	0,22	3,50	2,01	9,01
05WH05	29/03/05	12/04/05	-29,23	7,13	4,93	0,19	3,40	1,53	7,89
05WH07	12/04/05	26/04/05	-30,79	5,60	5,75	0,34	3,20	2,55	7,49
05WH08	26/04/05	09/05/05	-28,01	4,06	5,11	0,09	4,11	1,00	11,01
05WH10	09/05/05	23/05/05	-28,42	4,12	5,44	0,23	3,80	1,64	7,15
05WH11	23/05/05	30/05/05	-28,52	3,61	5,70	0,13	4,77	0,93	6,99
05WH12	30/05/05	13/06/05	-28,62	3,79	6,06	0,15	5,05	1,01	6,94
05WH13	13/06/05	27/06/05	-29,36	4,60	9,00	0,19	6,61	2,39	12,27
05WH14	27/06/05	11/07/05	-30,59	4,43	7,08	0,19	5,59	1,49	7,70
05WH16	11/07/05	25/07/05	-30,86	5,22	7,27	0,25	5,33	1,94	7,72
05WH17	25/07/05	09/08/05	-30,29	4,94	7,09	0,27	5,30	1,79	6,66
05WH19	09/08/05	22/08/05	-29,99	4,86	6,36	0,25	5,06	1,30	5,25
05WH20	22/08/05	30/08/05	-26,50	4,81	6,09	0,09	4,09	2,00	22,24
05WH21	30/08/05	12/09/05	-30,24	4,80	4,81	0,15	3,65	1,16	7,91
05WH23	26/09/05	10/10/05	-28,83	5,33	5,47	0,28	3,40	2,07	7,50

3.6 Statistische Analyse

Mit Hilfe der Faktorenanalyse wurden die Beziehungen zwischen den Parametern für die Proben der zwei ausgewählten Untersuchungsgebiete WH (mehr allochthon-beeinflußt) und FG (autochthone Referenz) untersucht. Die einzelnen Variablen wurden falls notwendig logarithmisch oder arcsin transfomiert damit sie einer Normalverteilung folgten (Sokal & Rohlf 2002). Die Ergebnisse der Faktorenanalyse wurden zweidimensional aufgetragen, um die möglichen Beziehungen innerhalb der Proben der verschiedenen Stationen sichtbar zu machen.

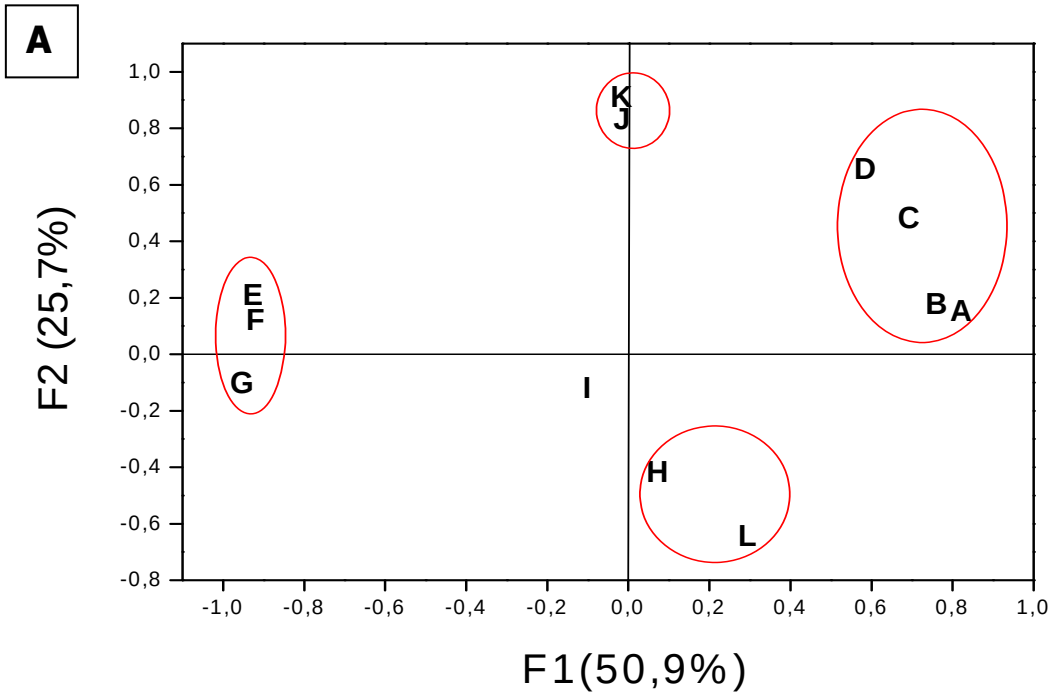
3.6.1 Faktorenanalyse

Die Faktorenanalyse erwies sich als wichtiger Ansatz um mögliche Zusammenhänge evaluieren zu können. Die drei ersten Faktoren erklärten 91,13 % der Varianz der Gesamtvariabilität (Faktor 1= 50,98 %; Faktor 2= 25,75 % und Faktor 3= 14,40 %). Die Proben aus FG sind mit der Nummer von 1 bis 17 und die Proben von WH mit der Nummer von 18 bis 34 gezeichnet. Sie unterstützt im Wesentlichen die vorher durch deskriptive Analyse erhaltenen Annahmen.

Die wesentlichen Parameter der ersten Hauptkomponente sind der δ^{13}C-Wert, Kohlenstoff, Stickstoff, Kalzit, Dolomit und Chlorit. Der Faktor 1 (50,9 %) trennt die Proben aus FG von den Proben aus WH mit Ausnahme der Proben 16 und 17 aus FG (Abb. II-10, Tab. II- 4).

Nach der Analyse finden sich in den beiden rechten Quadranten zwei Gruppen. Die Gruppen 1 und 2 (1 bis 15) enthalten Proben der Stelle FG. Diese Proben zeigen leichte δ^{13}C-Werte (von -33,10 bis -30,04 ‰), hohe Konzentrationen von organischem Kohlenstoff (0,93 bis 4,59 %), Stickstoff (0,23 bis 0,75 %) und niedrige Werte für das Mineral Chlorit (allochthoner Indikator, 858 bis 183 cps) und das C/N Verhältnis (3,36 bis 10,60) .

Die Proben aus den Gruppe 3 gehören zur Probenstelle WH und zeigen im Vergleich mit Stelle FG schwere δ^{13}C-Werte (-30,64 bis 26,34 ‰), hohe Konzentration des allochthonen Indikator-Minerals Chlorit (452 bis 2123 cps) hohe C/N Verhältnisse (5,25 bis 22,24) und niedrige Konzentrationen von organischem Kohlenstoff (0,93 bis 2,55 %) und Stickstoff (0,09 bis 0,34 %). Die Proben 16 und 17 der Stelle FG gehören auch zur Gruppe 3, sie sind von Hochwasser Ereignis am 19 August beeinflusst. Sie zeigen die schwersten δ^{13}C Signaturen (-29,30 und -29,50 ‰) und die niedrigsten Konzentrationen von Kohlenstoff (1,02 und 2,05 %), Stickstoff (0,18 %) und Calcit (3691,00 und 2857,00 cps), aber eine der höchsten Konzentrationen von Chlorit (1078 und 539 cpc) und Quarz (1178 und 757 cps). Das Hochwasser hat sich somit nicht nur an der zuflussnahen Stelle WH, sondern auch seeweit im Sedimentationsgeschehen des Bodensees niedergeschlagen (Rudolf *et al.* 2005).



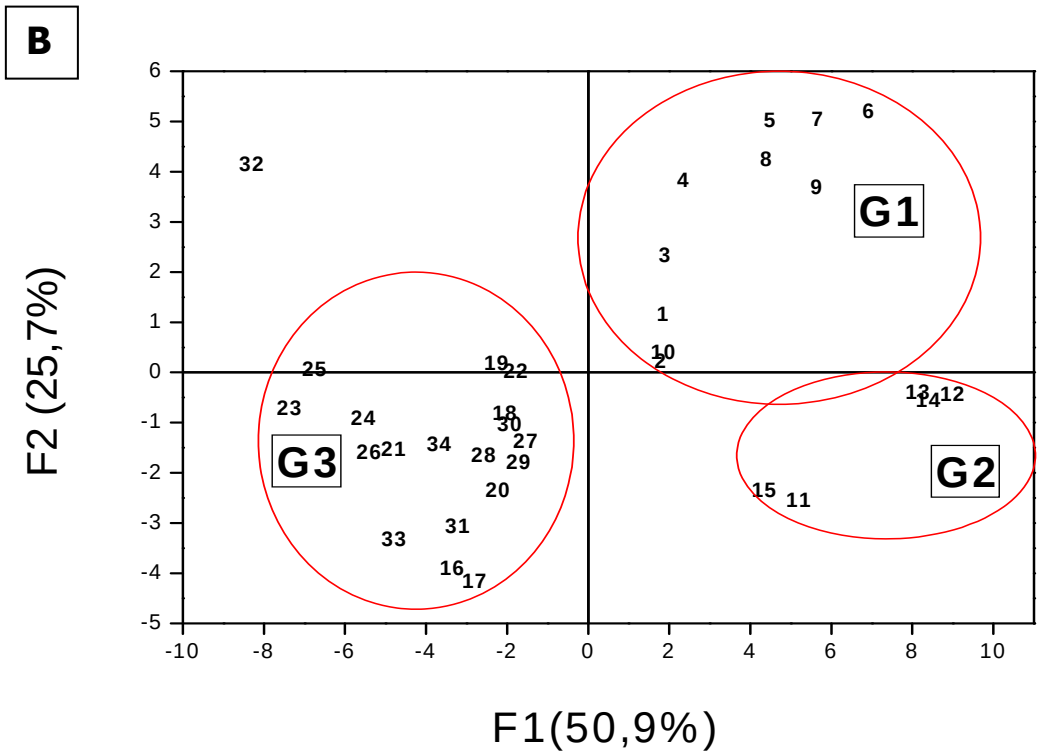


Abbildung II-10: Faktorenanalyse: **A**: Variablen: A= $\delta^{13}C$ [$^{0}/_{00}$], B= Kohlenstoff [%], C= Stickstoff [%], D= organischer Kohlenstoff [%], E= Kalzit [cps], F= Dolomit [cps], G= Chlorit [cps], H= Korngrößen < 4µm, I=< 16 µm, J= < 31 µm, K=< 63 µm und L= Sedimentationsrate von Chlorophyll a [µg/m2/Tag]. **B:** Sind die Proben aus die Stelle FG [1…17] und die Proben aus die Stelle WH [18...34].

3.6.2 Lineare Regressionsanalyse

Die Verhältnisse der untereinander unabhängigen Variablen POC, Chlorophyll und Chlorit zu den Sedimentationsraten wurden anhand linearer Regressionen und multipler linearer Regressionen ausgewertet.

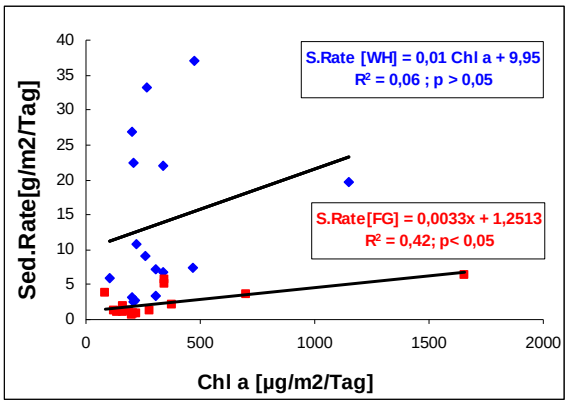


Abbildung II-11: Zusammenhang zwischen Sedimentationsrate von Chlorophyll a [µg /m²/Tag] und der Gesamtsedimentationsrate [g/m²/Tag] an den beiden Untersuchungsstellen WH (zuflussnah, blau) und FG (autochthon, rot).

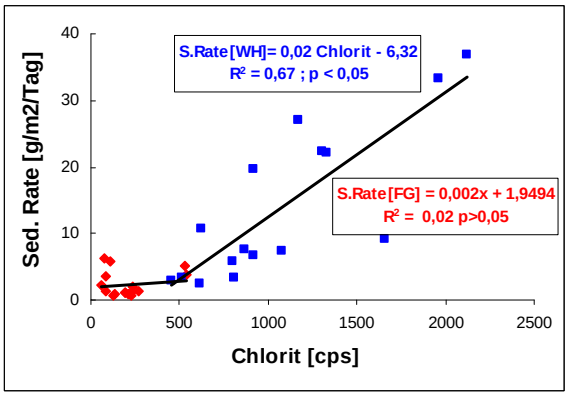


Abbildung II-12: Zusammenhang zwischen Chlorit 12.4 [cps] und Gesamtsedimentationsraten [g/m²/Tag] an den Probestellen WH (Zuflussnah, blau) und FG (autochthon, rot).

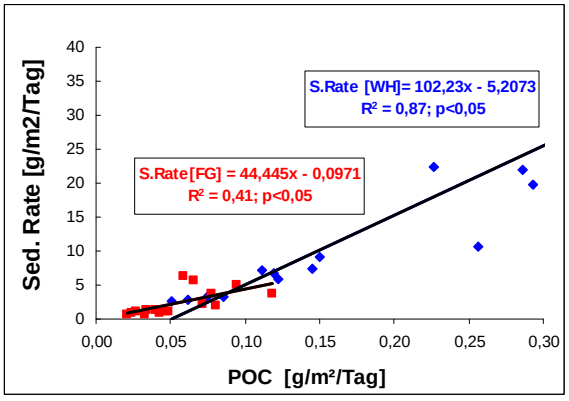


Abbildung II-13: Zusammenhang zwischen Sedimentation von organischem partikulärem Kohlenstoff (POC) [g/m²/Tag] und der Gesamtsedimentationsrate [g/m²/Tag] an den Probenahmestellen WH (zuflussnah, blau) und FG (autochthon, rot).

Im Untersuchungsgebiet FG wiesen die Gesamtsedimentationsraten signifikante Beziehungen zu denen des Chlorophylls a und zur Konzentration der organischer Kohlenstoffpartikel (POC) auf (R^2= 0,42 bzw. 0,41, $p<0,05$). Es konnten jedoch keine signifikanten Zusammenhänge zwischen der Gesamtsedimentation und der Konzentration des allochthonen Chlorits beobachtet werden (R^2= 0,02; $p>0,05$). Andererseits standen an der Station WH die Gesamtsedimentation und die Konzentration organischer Kohlenstoffpartikel in direkter Beziehung, ebenso wie die Chlorit-Konzentration (R^2= 0,87 bzw. 0,67 $p<0,05$), wogegen an dieser Stelle kein signifikanter Zusammenhang mit der Konzentration des Chlorophylls a beobachtet werden konnte (R^2= 0,06, $p>0,05$) (Abb. II-11,12,13). Die Kovarianzanalyse für die Verhältnisse zwischen Gesamtsedimentationsrate und Chlorophyll a zeigte bei den Meßpunken (FG) und (WH) keine signifikativen Differenzen zwischen die Steigungen ($p<0,05$), während die y-Achsenabschnitte dieser Regressionen deutliche Unterschiede aufwiesen ($p<0,05$). Andererseits zeigte die Kovariananalyse, daß sich die beiden Untersuchungstellen bezüglich des Zusammenhanges zwischen der Gesamtsedimentationsrate und Chlorit sowohl signifikant in der Steigung ($p<0,05$) als auch im y-Achsenabschnitt unterscheiden. Dasselbe war beim Zusammenhang zwischen der Gesamtsedimentation und der POC-Sedimentation zu beobachten.

Die Ergebnisse der multiplen Regressionsanalyse ($p<0,05$) zeigen, daß die Variabilität der Gesamtsedimentationsraten bei Station (FG) zu 39,5 % auf organische Kohlenstoffpartikel (POC) und zu 61,1 % auf POC und Sedimentationsrate von Chlorophyll a zurückgeführt werden kann. Die Variabilität der Gesamtsedimentationsraten bei (WH) beruht zu 86,7 % auf (POC) und zu 92,4 % auf POC und Chlorit (Tab. II-3).

Tabelle II-3. Koeffizienten der Bestimmungsgrenze (R^2) von einfachen und multiplen Regressionsmodellen zur Erklärung der Variabilität der Gesamtsedimentationsrate an den beiden Untersuchungsstellen.

Unabhängige Variable	R^2
Gesamt-Sediemntationsrate an (FG)	39,5 % (POC) 61,1% (POC + Chl a)
Gesamt-Sediemntationsrate an (WH)	86,7 % (POC) 92,4 % (POC + Chlorita)

Tabelle II-4. Faktorenanalyse nach Sokal und Rohlf (2002). Grau unterlegt sind die Variablen mit Faktorenladungen > 0,64.

Parameter	F1	F2	F3
$\delta^{13}C$ (‰)	0,823	0,157	-0,112
Kohlenstoff Total (%)	0,765	0,183	0,195
Stickstoff (%)	0,696	0,487	-0,275
Organicher Kohlenstoff (%)	0,588	0,657	-0,212
Kalzit (cps)	-0,922	0,214	0,043
Dolomit (cps)	-0,917	0,125	0,178
Chlorit (cps)	-0,949	-0,100	0,114
4µm(8phi)	0,076	-0,413	-0,816
16µm(6phi)	-0,100	-0,116	0,897
31µm(5phi)	-0,013	0,837	0,331
63µm(4phi)	-0,013	0,914	0,007
Chlorophyll a (ug/m2/tag)	0,297	-0,641	0,318

4 Diskussion

4.1 Diskussion Methode

4.1.1 Sinkstoffe

Die Sinkstoffe wurden maximal 14 Tage lang exponiert, um eine signifikante Änderung von POC und der δ^{13}C-Signaturen zu vermeiden. Bei einer längeren Exponierung wurden bereits Änderungen im POC aufgrund von Umsetzungen durch Mikroorganismen beobachtet (Bloesch & Burns 1980, Gries 1995). Der Zerfall des organischen Materials findet am schnellsten zunächst an der Grenzschicht zum Wasser statt, da an der Übergangsstelle Sauerstoff im Porenwasser verbraucht und die labilsten organischen Verbindungen oxidiert werden (Hodell & Schelske 1998). Derartige Umsetzungen können die δ^{13}C-Signaturen beeinflussen (Schidlowski *et al.* 1983, 1984, Eddins 2000, Galimov 2006). Labile Verbindungen wie etwa Protein und Glukose haben eine hohe Affinität für feinkörnige Sedimente und können in diesen zurück bleiben (Eddins 2000). Lehmann *et al.* (2002) zeigte jedoch, dass wesentliche Änderungen der Isotopen-Signaturen δ^{13}C und δ^{15}N erst nach 20 Tagen auftreten. Daher wird hier davon ausgegangen, dass die 14-tägige Exponierung kein bedeutendes Problem für eine mögliche Änderung der Isotopen-Zusammensetzung der Sinkstoffe darstellt.

4.1.2 Behandlung mit rauchender HCL

Der Bodensee ist, wie auch zahlreiche andere Seen und Moore in der Moränenlandschaft der Voralpen, ein kalkhaltiger Seen (Schreiner 1968). Aktuelle Untersuchungen an der Stelle WH und FG Stationen zeigen eine Karbonat-Konzentration von ± 67,65 % (IGKB 2009).

Wenn der Anteil organischen Kohlenstoffs bestimmt werden soll und die Probe evtl. Karbonat enthält, muss dieses vor der Analyse des stabilen Isotops δ^{13}C entfernt werden, weil der anorganische Kohlenstoff des $CaCO_3$ die Messungen beeinflussen kann. Es gibt verschiedene Methoden, um Karbonate aus Sedimenten zu entfernen. Eine häufig verwendete Methode zur Entfernung von Karbonaten ist die Behandlung mit verdünntem HCL oder H_3PO_4 (Van Kessel *et al.* 2000). Allerdings kann diese Methode zu Verlusten an säurelöslichem organischem Kohlenstoff führen, zudem zu einer Anreicherung von δ^{13}C-Gehalten (Harris *et al.* 2001). Hedges & Stern (1984) haben festgestellt, dass Karbonate durch die Behandlung mit rauchendem HCL aus Sedimenten mit über 50 % $CaCO_3$ entfernt werden können. Bei hohen Karbonatkonzentrationen ist diese Methode möglicherweise nicht vollständig wirkungsvoll. Yamamuro & Kayanne (1995) behaupten allerdings, dass die Methode auch bei hohen Karbonatgehalten (> 80 %) anwendbar ist. Da die Karbonatgehalte der Bodenseesedimente <

50 % sind, kann für die hier analysierten Beprobung auf jeden Fall von einer vollständigen Entfernung des anorganischen Kohlenstoffs ausgegangen werden.

In dieser Arbeit wurden die Sedimentproben nach der Methode von Harris *et al.* (2001) acht Stunden lang mit rauchender HCL behandelt. Dabei wurden vier Parallelproben von jeder Sedimentprobe genommen. Allerdings können die Proben nach der Behandlung nicht gleichzeitig auf $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ Signaturen untersucht werden, da während der HCL-Anwendung $\delta^{15}N$ angereichert wird (Lohse *et al.* 2000, Harris *et al.* 2001). Die Streuung der Messungen war ±0,1 ‰ für $\delta^{13}C$ und ±0,15 ‰ für $\delta^{15}N$.

4.2 Diskussion Generell

Die Ergebnisse der Isotopen-Analyse von sPOM bestätigen sehr deutlich die höheren Anteile von autochthonem Phytoplankton an der Station Fischbach-Güttingen (FG) vor Romanshorn. Beide Stationen WH und FG erhalten allochthone und autochthone Komponenten, wobei bei WH vor Wasserburg der Anteil allochhtoner Komponenten höher ist. Diese Isotopen-Messungen wurden ergänzt durch die Ergebnisse der Faktorenanalyse mit Messungen von organischem Kohlenstoff [%], Kalzit [cps], Dolomit [cps], Chlorit [cps], Korngrößen [4;16;31;63 µm], und der Sedimentationsrate von Chlorophyll a [µg/m^2/Tag]. Diese Analyse konnte bei unserer Untersuchung einen guten Einblick in die unterschiedlichen Eigenschaften geben, die beide Untersuchungsgebiete aufweisen. Dazu liefern sie auch Einblicke in die Auswirkung eines Hochwasserereignises auf die Sedimentation an beiden Stellen.

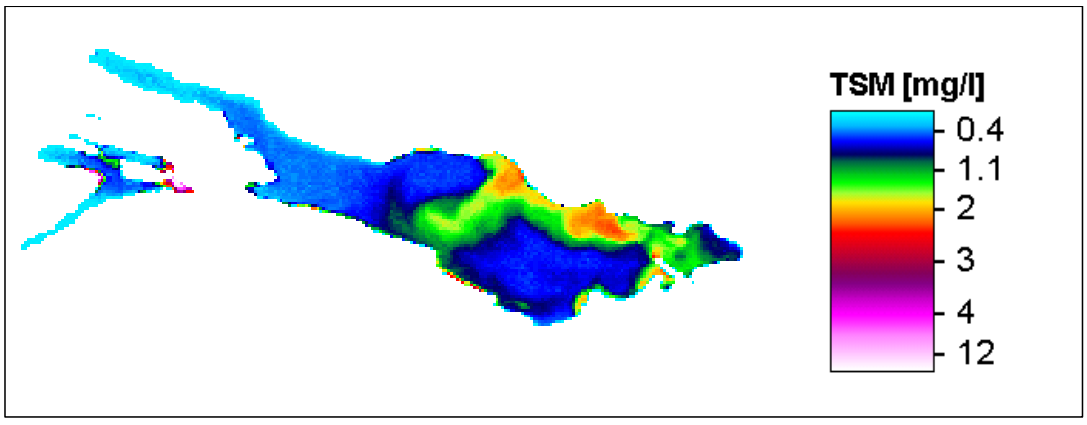


Abbildung II-14: Schwebstoffverteilung im Bodensee am 20.April 2007, MIP-Datenprozessierung einer MERIS-Satelliteszene (Odermatt *et al.* 2008).

Das allochthone sPOM wurde von den Zuflüssen Alpenrhein in Richtung Wasserburg transportiert (Satellitenaufnahme MERIS vom 20.4.2007; Heege pers. Kommunik. 2009, Abb. II-14). Dabei werden ca. 3 Mio m³ Fest - und Schwebstoffe geliefert (Lambert 1989). Die Zuflüsse sind verantwortlich für den Nährstoffeintrag und beeinflussen somit das gesamte Ökosystem (Leventhal 2004, Pace *et al.* 2004, Carpenter *et al.* 2005, Cole *et al.* 2006).

Der Eintrag organischer Stoffe aus externen Quellen ist ein zusätzlicher Faktor, der den Kohlenstoff- (Cole *et al.* 2006) und Stickstoffhaushalt (Lindau *et al.* 1997, Teranes & Bernasconi 2000, Merriam *et al.* 2002) und somit die Isotopenzusammensetzung des sPOM beeinflusst (Abb. II-8, 9). Der Eintrag von allochthonem Seston wurde auch an der Station FG beobachtet, allerdings in geringerem Umfang (Abb. II-14). So wurde allochthones Seston bei Station FG in Phasen mit niedriger Primärproduktivität und nach dem Hochwasser Ereignis nachgewiesen.

Obwohl die Stelle FG keinen spezifischen Eintrag von Zuflüssen vermuten lassen, wird schon seit Wasmund (1928), Auerbach & Ritzi (1938) und durch numerische Rechnungen belegt durch Bäuerle *et al.* (1998), Wolf (pers. Kommunikation 2009) auf ein typisches Strömungsfeld aus dem nördlichen Uferbereich von Friedrichshafen und dem Litoral der Schussen in Richtung Romanshorn/Uttwil hingewiesen. Auch die Beschreibung eines charakteristischen Doppelwirbels im Hauptbecken (Wasmund- bzw. Auerbach-Wirbel, Wasmund 1928) wurde durch Simulationen und Strömungsmessungen beim vorherrschenden Windfeld aus nördlicher Richtung gestützt (Bäuerle *et al.* 1998). Der Stofftransport von Friedrichshafen-Schussen direkt auf Romanshorn / Uttwill ist auch durch diverse Satellitenaufnahmen belegt (Abb. II-14), jedoch bislang nicht in umgekehrter Richtung. Somit ist die ursprüngliche Annahme einer von allochthonen Einträgen unbeeinflussten Probestelle FG zumindest nicht zu jedem Zeitpunkt korrekt.

4.2.1 Autochthone Einflüsse

Die Ergebnisse sprechen dafür, dass der aus autochthoner Produktion stammende Teil der organischen Zufuhr zum Sediment, unabhängig von den allochthonen Einflüssen, qualitativ und quantitativ in vergleichbaren zeitlichen Mustern und Größenordnungen abläuft. Jedoch wurde an der Stelle WH das Pigmentarchiv im Sediment durch erhöhte allochthone mineralische Sedimentation verwaschen.

δ^{13}C Isotopen Signaturen aus POM

Mit Hilfe der δ^{13}C Werte konnten wir die autochthone Sedimentation des organischen Materials "Phytoplankton" bestätigen. Die δ^{13}C Isotopen-Signaturen weisen mit Werten von -33,10 bis -29,30 ‰ an der autochthonen Stelle FG leichtere Signaturen auf, die näher am Bereich des maskierten Phytoplanktons δ^{13}C= -32 ‰ im Bodensee liegen.

Die Phytoplanktonsignaturen des Bodensees sind allerdings wie im Smithsee (Alaska) vom Seston-Detritus maskiert (Gu *et al.* 1994, del Giorgio & France 1996, Straile & Voss (unveröffentlicht) was sich in der Regel durch weniger negative $\delta^{13}C$-Werte auszeichnet (Abb. II-15).

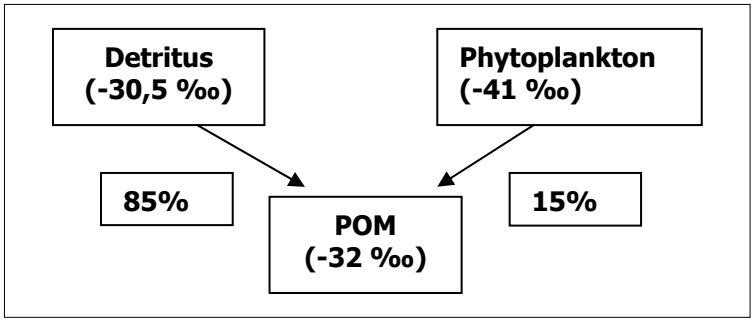


Abbildung II-15: $\delta^{13}C$ Isotopen Signaturen im Smith Lake, Alaska (Gu *et al.* 1994).

Nach Bernasconi *et al.* (1997) wird der überwiegend authochthone Ursprung des organischen Materials des (wenig durchströmten) Luganer Sees durch die positive Korrelation (R^2 = 0,48) zwischen dem POC-Gehalt der Sinkstoffe und den Schwankungen der Primärproduktivität während des jährlichen Zyklus angezeigt. Auch in der vorliegenden Untersuchung deutet die signifikante Korrelation (R^2= 0,42, $p<0,05$) zwischen den Sedimentraten von Chlorophyll a [µg/m2/tag] und der Gesamtsedimentrate an der Stelle FG (Abb. II-11) einen engen Zusammenhang zwischen der Produktivität des Phytoplanktons und dem Sedimentationsfluß an.

Im zeitlichen Verlauf der Pigment-Sedimentation waren beide Probestellen grundsätzlich ähnlich (Abb. II-16). Da Pigmentkonzentrationen der Sinkstoffe häufig direkt mit der aktuellen Algenentwicklung im See zusammenhängen, kann diese Information benutzt werden, um auf die Artenverteilung des Phytoplanktons rückzuschließen, weiterhin auch auf die Gesamtprimärproduktivität und manchmal auch um die Redox-Bedingungen zu rekonstruieren (Leavitt 1993, Lami *et al.* 2000).

Die erhaltenen Pigmentmuster beider Probenstelle spiegeln auch im Großen und Ganzen die Zusammensetzung der saisonalen Entwicklung des Phytoplanktons des Bodensees wieder (Kümmerlin & Bürgi 1989). Allerdings war die Frühjahrsblüte im See weniger gut in den Sedimentationsmustern abgebildet (Abb. II-16). Vermutet werden kann, dass bei der Frühjahrsblüte ein höherer Anteil der kleinen Algen Cryptophyceen, Chrysophyceen und Dinoflagellaten durch Zooplankton konsumiert wurde und somit einer geringeren Sedimentation unterliegt als bei der Sommerblüte mit den ausgeprägten schweren und großen weniger gut fressbaren Diatomeen (Abb. II-6).

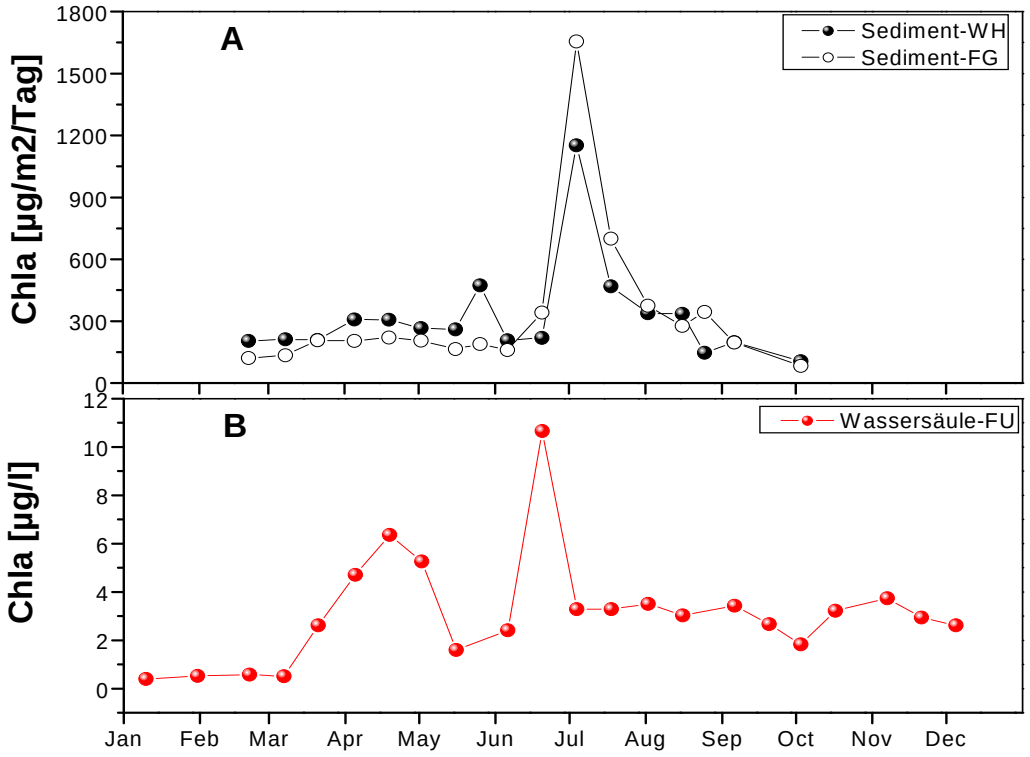


Abbildung II-16: **A**: Zeitlicher Verlauf der Sedimentationsrate von Chlorophyll a [µg/m^2/Tag] an den Probestellen WG und FG. **B**: Zeitlicher Verlauf der Chlorophyll a Konzentrationen [µg/l] in der Wassersäule von Seemiete.

Trotz des extremen Hochwassers im August 2005 kann das Untersuchungsjahr im Hinblick auf die Planktonentwicklung als „normales" Seejahr bezeichnet werden, das durch Dominanz von Diatomeen, Cryptophyceen, sowie durch Flocken von Picoplankton-Blaualgen (*Synechococcus, Synechocytis, Aphanotheke*) gekennzeichnet war (Abb. II-6). Ebenso spiegelten die aus Sedimentfallen ermittelten Sedimentations-Raten der Pigmentgruppen an beiden Stationen ebenfalls die saisonale Vegetationsentwicklung des Phytoplanktons mit entsprechenden zeitlichen Verzögerungen (ca. 2 - 4 Wochen) wieder (Abb. II-7).

Trotz des überwiegend autochthonen Ursprungs des Sedimentationsmaterials an der Stelle FG sind jahreszeitliche Unterschiede in der Isotopenzusammensetzung erkennbar. Leichtere δ^{13}C Signaturen wurden Anfang Mai (-33,10 ‰) bei Chlorophyll a Sedimentationsraten von 221,22 µg/m^2/Tag registriert (Abb. II-8,16). Bei unseren Untersuchung wurde beim Frühjahrsanstieg im April eine Dominanz von Cryptophyceen, Diatomeen und Chrysophyceen beobachtet (Abb. II-6). Im Juli folgte ein weiteres besonders stark ausgeprägtes Maximum der Chlorophyll a Sedimentation von 1655,46 µg/m^2/Tag mit großen Diatomeen (v.a. *Fragilaria*, *Asterionella*, *Synedra*). Zu diesem Zeitpunkt wiesen die Proben δ^{13}C-Werte von -30,71 ‰ (Abb. II-8,16).

Ähnliche saisonale Unterschiede der δ^{13}C-Werte wurden bei Proben mit Dominanz von Chrysophyceen (-34,4 bis -31,3 ‰) bzw. Diatomeen (-30,6 bis -26,6 ‰) aus einem mesotrophen und drei eutrophen Seen in Süd-West-Finnland festgestellt (Vuorio *et al.* 2006).

Die Variabilität der δ^{13}C Isotopenwerte zu Zeiten hoher Produktion von autochthonem Material könnte demmach die Folge von jahreszeitlichen Änderungen im Artenspektrum des Phytoplanktons sein. Demnach könnte aus den δ^{13}C Isotopenwerten des Phytoplanktons auf die Artenverteilung Ruckschlüsse gezogen werden. Verschiedene Studien haben dies anhand von Phytoplankton aus Gewässern bestätigt (Minigawa & Wada 1984, Peterson & Fry 1987, Meyers & Ishiwatari 1993, Wu *et al.* 1999, Lehmann *et al.* 2004a). Es ist aber anzunehmen, dass die Signaturen mindestens ebenso durch saisonal unterschiedlichen Anteile allochthoner Bestandteile des POC bei Zeiten mit niedriger Primärproduktivität bestimmt werden. Zu Zeiten niedriger Primärproduktivität im Herbst und Winter wurden schwere δ^{13}C-Werte von -30 bis -29 ‰ vorgefunden.

4.2.2 Allochthone Einflüsse

δ^{13}C Isotopen Signaturen aus POM

Der Anteil von allochthonem POC im Bodensee ist deutlich sichtbar an der Stelle WH (zuflussnah), wo die δ^{13}C- Gehalte Mittelwerte von -29,31 ‰ zeigen (Abb. II-8), die schwerer sind als die Mischung von Phytoplankton und Detritus im Bodensee (-32,12 ± 0,63 ‰).

Die absoluten Werte der Sedimentation von organischem partikulärem Kohlenstoff und der Gesamt-Sedimentationsraten zeigen in WH eine signifikanten Korrelation (R^2= 0,87; p< 0,05; Abb. II-13). Obwohl der prozentuale Anteil von POC an der Gesamtsedimentation wegen der weit höheren Verdünnung durch anorganische Substanzen an der Stelle WH (Median 1,2 %) stets deutlich unter denen der Stelle FG (Median 2,9 %) lagen (Abb. II-5; Tab. II-1), sedimentierte an der Stelle WH pro Jahr deutlich mehr organische Substanz als an der Stelle FG. Die Stelle FG zeigt auch eine signifikante Korrelation, die aber geringer ausgeprägt ist (R^2= 0,43; p<0,05).

An Stelle WH (zuflußnah) fallen die autochthon gebildeten Karbonate in gleicher Menge an. Da diese zu dieser Zeit aber ständig durch viel größere Mengen allochthoner Karbonate (Kalzit und Dolomit) verdünnt wurden (Abb. II-17), wurde dort nur ein vergleichsweise geringfügiger Anstieg beobachtet. Eine entsprechende signifikant Korrelation zwischen den Sedimentsraten und dem eingetragenen anorganischen Chlorit (R^2= 0,67; p<0,05; Abb. II-12) zeigt an der Stelle WH (zuflussnah), dass der zeitliche Verlauf des Sinkstoffeintrages prinzipiell den allochthonen Einträgen folgt. Da die Verhältnisse Kalzit/Dolomit und Chlorit ein hohes

Indikatorpotenzial für allochthone Einträge aus alpinen Einzugsgebieten am Bodensee haben (Müller 1966, Craw & Beckett 2004, IGKB 2009), bestätigen auch diese Kenngrössen die viel höhere Bedeutung allochthoner Sedimentation an der Stelle WH.

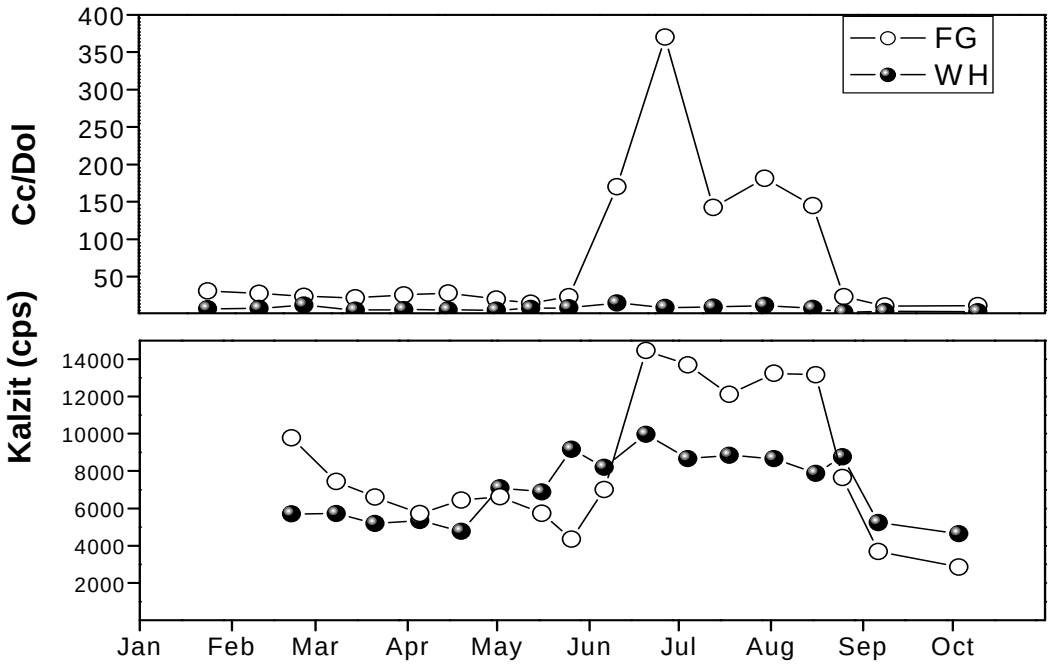


Abbildung II-17: Kalzitsedimentationsraten und Kalzit/Dolomit Verhältnisse der Untersuchungsgebiete FG und WH.

Die Isotopenuntersuchungen belegen somit insgesamt, dass der relative Anteil allochthoner Sedimentation saisonal unterschiedlich ist. Während der frühsommerlichen alpinen Schneeschmelze in den Alpen wurden im Mai/Juni schwere Signaturen mit einem Mittelwert von ca. -28 ‰ $\delta^{13}C$ registriert, bei der Phytoplanktonblüte Ende April und Juli an der Stelle WH wurden niedrige $\delta^{13}C$-Gehalte von -30,79 und -30,86 ‰ (Abb. II-8) beobachtet, wobei maximale Konzentrationen von Chlorophyll a von 6,36 und 10,66 µg/l in der Wassersäule registriert wurden (Abb. II-16).

Der starke Beitrag allochthoner Zufuhr zu den Sinkstoffen, liess sich auf den erhöhten Sedimentationsfluss an der Stelle WH zurückführen. Dieser kam insbesondere beim August-Hochwasser, aber auch während der „normalen" allochthonen Zufuhr im Zuge der alpinen Schneeschmelze zum Ausdruck (Abb. II-4; Tab. II-1). So wurde an der Stelle WH eine sehr hohe Sedimentationsrate von mehr als 6000 g /m^2/Tag wurde gemessen. Diese war drei mal höher als der übliche Bereich während der anderen Probetage. Zu diesem Zeitpunkt wurde auch ein Sedimentations-Maximum für Chlorophyll b (Leitpigment der Grünalgen) beobachtet (Abb. II-7).

Mit Hilfe der Isotopensignaturen kann geprüft werden, ob der erhöhte Anteil an diesem Pigment an der Station WH auf allochthone Einträge zurückzuführen ist. Es ist für Chlorophyll b bekannt, dass dieses Pigment auch bei den Landpflanzen vorkommt (Lami *et al.* 2000). Zu diesem Zeitpunkt weisen die $\delta^{13}C$ Isotopen mit -26,50 ‰ an der Stelle WH die schwerste Signatur aller Messungen auf. Das spricht für einen hohen Anteil terrestrischer Pflanzen und/oder litoraler Makrophyten am organischen Material (Peterson & Fry 1987, Gu *et al*. 1994, Leventhal 2004).

Die terrestrischen C3-Pflanzen und litoralen C3-Makrophyten weisen sehr nahe beieinander liegende $\delta^{13}C$-Werte auf (Peterson & Fry 1987, Gu *et al.* 1994, France 1995, Leventhal 2004). $\delta^{13}C$-Gehalte von -28 ± 1 ‰ sind typisch für terrestrische Pflanzen (Peterson & Fry, 1987, Leventhal 2004) wobei Bereiche von -26,5 ± 5 ‰ (Vogel 1978, Gu *et al.* 1994, France 1995) typisch für Makrophyten sind. Zudem zeigen einige Studien, dass eine diagenetische Änderung der Kohlenstoff-Isotopen-Zusammensetzung des POC von 1 bis 2 ‰ möglich ist (Schidlowski *et al.* 1983, Galimov 2006). In Aminosäuren der Pflanzen wird nämlich verhältnismäßig mehr $\delta^{13}C$ angereichert (Degens 1969). Einen Verlust von labilen organischen Substanzen wie Aminosäuren oder Lipide hätte demnach eine Abnahme von $\delta^{13}C$ des sedimentierten organischen Materials zur Folge (Bernasconi *et al.* 1997, Ohkouchi & Wada 1997).

Deswegen kann auch nicht abschließend anhand der $\delta^{13}C$-Signale geklärt werden, ob beim Hochwasser Ereignis vom August das organische Material aus organischen Resten von litoralen Makrophyten oder aus terrestrischen Pflanzen stammt. Jedoch sind die ufernahen Bestände von Makrophyten im Bereich der Stelle FG mengenmäßig sicher nicht geringer als die im Bereich der Stelle WH, wo der Kohlenstoff-Fluss zum Sediment ungleich höher war. Zudem war das Hochwasser deutlich vor dem herbstlichen Zusammenbruch der Makropyhtenbestände. Insgesamt deuten also die schwereren $\delta^{13}C$-Gehalte an der Stelle WH beim August Hochwasser eher auf terrestrisch eingetragenen organischen Kohlenstoff aus Flusssesston hin.

Auch das C/N Verhältnis unterstützt diese Aussage. Nach dem Hochwasser zeigen sich hier hohe C/N Verhältnisse von 22 (Abb. II-18), was auf einen bedeutenden Eintrag von terrestrischen Quellen hinweist (Meyes & Ishiwatari 1993, Bernasconi *et al.* 1997).

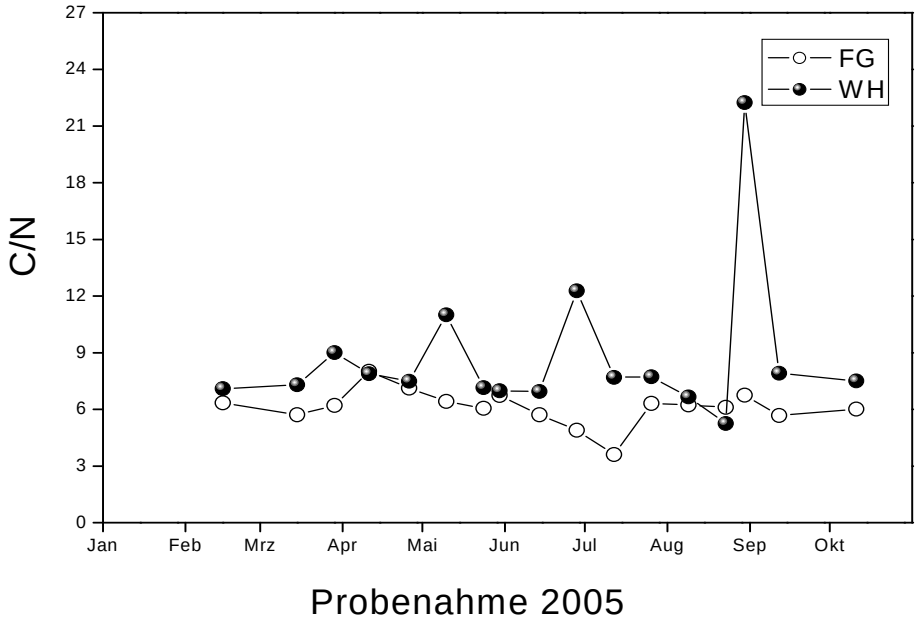


Abbildung II-18: C:N -Verhältnis des Sedimentfallenmaterials der Probenstellen FG und WH.

Die Präsenz von allochthonen und autochthonen Primärproduzenten in Süßwassersedimenten wurde in zahlreichen Studien beschrieben (Bernasconi *et al.* 1997, Hodell & Schelske 1998, Eddins 2000, Lehmann *et al*. 2004a, 2004b). Im Südchinesischen Meer fand Leventhal (2004) in Sedimentkernen δ^{13}C-Werte von -24 bis -30 ‰, die als eine Mischung von marinen und terrestrischem POC interpretiert wurden. Nach Untersuchungen der δ^{13}C-Gehalte am marinen „Winyah Bay Estuary, EEUU" haben 50 bis 90 % des partikulären Kohlenstoffs eine terrestrische Herkunft (Eddins 2000). In Gegensatz dazu wurden im viel weniger allochthon beeinflussten Luganer See mittels δ^{13}C Isotopen Signaturen eine Dominanz der autochthonen Anteile festgestellt, da im Gemisch von allochthonem und autochthonem organischem Material nur im Winter bei niedriger Phytoplankton-Biomasse das allochtone Material nennenswerte Anteile haben kann (Lehman *et al*. 2004).

4.2.3 Die δ^{15}N-Werte aus POM

Anhand von Messungen stabiler δ^{15}N-Isotopen im Bodensee konnte keine räumliche Variabilität der Sinkstoffe registriert werden. Die δ^{15}N-Werte waren an beiden Untersuchungsstellen ähnlich. Ungeachtet dessen zeigten die Isotopensignale des δ^{15}N [‰] in beiden untersuchten Profundalstellen FG und WH jahreszeitliche Schwankungen. Diese können mit Schwankungen der Primärproduktivität und allochthonen Zuträgen erklärt werden.

Räumliche und saisonale Unterschiede der POM δ^{15}N-Werte können durch Schwankungen der allochthonen Einträge (Mariotti *et al* 1981, Merriam *et al.* 2002) und der Primärproduktivität (Shemesh *et al*. 1993) verursacht werden. Einige Studien haben gezeigt, daß allochthone Einträge gemeinsam mit der Stickstoffassimilierung den wichtigsten Kontrollfaktor bei der Verteilung von Stickstoffisotopen in den Ufer und Tiefwasserbereichen von Seen bilden könnten (Ostrom *et al.* 1998, Teranes & Bernasconi 2000). Der größte Teil der Einträge des gesamten Stickstoffs des Bodensees stammt aus diffusen Quellen. Nur ein kleiner Teil stammt bei konstanter Zufuhr aus Punktquellen mit gereinigtem Abwasser (Güde *et al*. 2000). Zudem wird nur ein Bruchteil der gelösten N-Zufuhr für die Biomasseproduktion der Algen verwendet.

Bei hohen Konzentration von Chlorophyll a (Abb. II-6,16) sind im Wasser niedrige δ^{15}N-Werte (FG= ± 5,49 ‰; WH= ± 4,77 ‰) gefunden worden (Abb. II-9). Nach Lehmann *et al.* (2004b) weisen die weniger positiven δ^{15}N-Werte (2 bis 7 ‰) während des Frühlings und Sommers auf einen Beitrag des neu gebildeten autochthonischen organischen Materials (Phytoplankton) hin. Die größte Zunahme des δ^{15}N Werts des autochthonen Phytoplanktons vom Epilimnion fällt mit den hohen Kalzitsedimentationraten und einem hohen Kalzit/Dolomit Verhältnis während des Spätsommers zusammen. Die Sedimentation der autochthonen Kalzitsedimentation [Cc/Dol] (Abb. II-17) begünstigt eine schnellere Sedimentation des autochthonen Phytoplanktons aus dem Epilimnion, möglicherweise indem die Sinkgeschwindigkeit von organischem Material erhöht wird und dadurch die Remineralisation in der Wassersäule verringert wird (Hodell & Schelske 1998).

Daneben wurde bei niedrigen Konzentration von Algen (Abb. II-6,16) eine Anreicherung von δ^{15}N während des Winters (FG= ±7,29; WH= ±6,47 ‰) bei hohen allochthonen Einträge im Wasserkörper beobachtet. (Abb. II-9). Eine mögliche Erklärung für den hohen δ^{15}N Anteil ist, dass das Wintermaterial vorwiegend aus schwerem zersetztem altem allochthonen organischem Material besteht (Mollenhauer & Eglinton 2007). Kleine Partikel können im Winter für längere Zeiten schwebend bleiben. Diese werden durch den länger andauernden Stoffwechsel daher höher in δ^{15}N angereichert (Bernasconi *et al.* 1997, Van der Nat *et al.* 2003). Häufig wird angenommen, dass die Umsetzung von organischem Flusssestons zu einer Anreicherung von δ^{15}N Signaturen führt (Saino & Hattori 1987, Owens & Law 1989, Bernasconi *et al.* 1997, Adams & Sterner 2000). Während der Mineralisation von sPOM ist eine Fraktionierung von Stickstoff darauf zurückzuführen, dass das leichtere Isotop bei Assimilations- und Protein-Synthese, und bei der Ausscheidung von Stickstoff in Ammoniak bevorzugt wird (Nadelhoffer & Fry 1994, Ponsard & Averbuch 1999, Vanderklift & Ponsard 2003).

Die Präsenz schwerer δ^{15}N-Gehalte im Winter und leichterer Signaturen im Sommer wurden in den Seston anderer Seen sowie in mariner Seston (Wu *et al.* 1999) beobachtet. Die δ^{15}N des POM in den Sedimentfallen des Luganer Sees (Bernasconi *et al.* 1997), und des Baldeggersees in der Schweiz (Teranes & Bernasconi 2000), sowie des Ontariosees (USA/Kanada) (Hodell & Schelske 1998), zeigen im Winter eine um ca. 6-8 ‰ erhöhte Anreicherung im Vergleich zu den im Sommer gemessenen Werten, was mit der Gegenwart von leichten Partikeln aus jungem sommerlichen Phytoplankton bzw. schwererem Phytodetritus aus heterotrophen Quellen im Winter erklärt werden kann (Hodell & Schelske 1998). Zooplankter aus dem Bodensee (Straile & Voss, unveröffentlicht) und aus der Loch Ness (Grey *et al.* 2001) zeigen auch eine Anreicherung der δ^{15}N Signatures während des Winters. Dieser Anstieg ist zurückzuführen auf die Zunahme des δ^{15}N in ihrer Nahrung (POM)(del Giorgio & France 1996).

Zusammenfassung

Die Verwendung des stabilen Kohlenstoffisotops δ^{13}C als Marker in sedimentierenden organischen Substanzen (sPOM) erlaubte im **Kapitel II** eine Zuordnung des Beitrags von Algen und terrestrischen POC-Quellen an zwei sich hinsichtlich der allochthonen Zufuhr unterscheidenden profundalen Stellen des Bodensees. Die stabilen Isotopen des Kohlenstoffs (δ^{13}C) und des Stickstoffs (δ^{15}N) zeigen ausserdem eine jahreszeitliche Variabilität bei den autochthonen und allochthonen Einträgen. Diese wird am Bodensee einerseits durch die saisonale Planktonsukzession und zum andern durch das regelmässige hydrologische Regime mit Abflußspiten im späten Frühjahr und Frühsommer (Schnee- und Gletscherschmelze im alpinen Einzugsgebiet) bzw. durch unregelmässige Hochwasserereignisse (z.B. August 2005) bestimmt.

Kapitel III

Bedeutung der primären Energiequellen im Profundal-Untersuchung der Isotopenstruktur ($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$) von benthischen Invertebraten





Kopfkapseln der *Micropsectra* sp. und Oligochaeten aus WH

1 Einleitung

Die Ökologie beschreibt den Stoff- und Energiehaushalt der Biosphäre und ihrer Untereinheiten wie zum Beispiel den Ökosystemen. Dazu gehören auch die Interaktionen zwischen den verschiedenen Organismen, sowie den auf sie wirkenden belebten und unbelebten Umweltfaktoren (Konrad 2007). Die Abundanz aller Populationen ist zeitlichen und räumlichen Veränderungen unterworfen. Diese Veränderungen lassen sich je nach Phase als unregelmäßige Fluktuationen um ein konstantes Niveau, als langfristige Zu- oder Abnahme, als zyklische Schwankung und auch als explosionsartige Zunahmen von Populationen beschreiben (Lampert & Sommer 1997).

Der Seeboden ist als Oberfläche des Sediments an den Stoffkreisläufen des Sees beteiligt. Er ist Lebensraum einer an die speziellen Verhältnisse angepassten Organismengemeinschaft. Ein wichtiger Bestandteil der Lebensgemeinschaften des Seebodens ist das Zoobenthos. Das Makrozoobenthos umfasst die makroskopisch sichtbaren tierischen Organismen, die in einem Sieb von etwa 200 µm [= 0,2mm] Porengröße zurückgehalten werden (Probst *et al.* 1988). Wichtige Vertreter dieser Gruppe sind im Bodensee die Insektenlarven aus der Gruppe der Zuckmücken (Chironomidenlarven) und die Gruppe der Wenigborster (Oligochaeten). Daneben kommen auch Strudelwürmer (Turbellarien) und Erbsenmuscheln (Pisidien) in größeren Mengen vor.

Die relativ artenarme, aber individuenreiche Gruppe der Oligochaeten steht schon seit lange im Mittelpunkt der Untersuchungen von Benthosorganismen am See. Die schon seit über einem halben Jahrhundert am Bodensee erhobenen Bestandsaufnahmen bildeten eine wichtige Grundlage für Bewertungen des Seebodenzustands (IGKB 1987, 1998, Probst 1987, Probst *et al.* 1988, Sauter 1993). Daneben haben die Chironomidenlarven hinsichtlich der Trophieindikation in der Seentypologie eine lange Tradition (Lundbeck 1937, Thienemann 1954, Langdon *et al.* 2006). Die Ursache für die gute Eignung von Chironomidenlarven als Trophieindikatoren in Seen ist, dass die Zusammensetzung der Chironomidengesellschaften vor allem von der Nahrungsqualität und - quantität sowie dem Sauerstoffgehalt in der Sediment-Wasser-Grenzschicht abhängt (Stur & Ekrem 2006). Am Bodensee wurden in den 60 er Jahren des vergangenen Jahrhunderts erste qualitative Bestandsaufnahmen der Chironomidenfauna durchgeführt (Reiss 1968). Zusätzlich wurden die Gesamtabundanzen von Chironomidenlarven bei allen bisherigen IGKB-Seebodenuntersuchungen miterfasst. Erstmals im Rahmen der BUS-Untersuchungen wurde auch eine seeweite qualitative und quantitative Bestandsaufnahme dieser Gruppe für die profundalen Sedimente vorgenommen (IGKB 2009).

Wichtige Faktoren, die das Wachstum des Makrobenthos beeinflussen, sind Nahrung, Sauerstoff und Temperatur (Kajan & Frenzel 1999). Speziell im Profundal von Seen ist das Benthos auf die

Zufuhr von organischer Nahrung aus anderen Bereichen angewiesen, da es unterhalb der Kompensationsebene der pflanzlichen Primärproduktion liegt. Man unterscheidet zwischen Quellen aus autochthoner Produktion und allochthoner Zufuhr aus dem Einzugsgebiet des Gewässers (Wetzel 2001). Das Profundal erhält mit einer gewissen Zeitverzögerung einen Teil dieser Produktion bzw. Zufuhr (Bergtold & Traunspurger 2004). Bei bisherigen Untersuchungen des Seebodens (IGKB 1981, Probst *et al.* 1988) blieb zunächst offen, ob die Nahrungszufuhr der benthischen Organismen des Bodensees eher auf organischen allochthonen oder autochthonen Quellen beruht, allerdings ergaben die erhaltenen räumlichen Verteilungsbilder zumindest bei den Oligochaeten deutliche Hinweise auf eine Dominanz der allochthonen Nahrungsversorgung.

Demgegenüber ergaben die Verteilungsbilder der Chironomidenlarven weniger klare Hinweise auf die Nahrungsquellen. Diese Organismen zählen zu den arten- und individuenreichsten Insektengruppen im Süßwasser. Bis jetzt sind über 5000 Arten weltweit beschrieben worden. Von diesen sind mehr als 500 aus europäischen Süβgewässern bekannt. In vielen ökologischen Untersuchungen werden die Chironomidenlarven jedoch nur auf niedrigem taxonomischem Niveau, als Familie, Unterfamilie oder Tribus, angegeben. Dies ist oftmals dadurch bedingt, dass bei vielen Arten nur Imagines, nicht aber die benthischen Larven auf Artniveau bestimmt werden können (Gück 2006). Ernährungswissenschaftliche Studien von Chironomidenlarven anhand von Darminhalts- oder von Fettsäurenanalysen haben gezeigt, dass die meisten Arten als Allesfresser (omnivor) zu bezeichnen sind (Berg 1995, Tokeshi 1995, Goedkoop *et al.* 1998, Oliveira *et al.* 2003, Grey *et al.* 2004a). Andere Studien ergaben jedoch Hinweise für eine selektive Nahrungsaufnahme einzelner Arten von methan oxidierende Bakterien (MOB) (Kelly *et al.* 2004, Grey & Deines 2005, Jones *et al.* 2008,). Die meisten Larven der Chironomiden aus dem profundalen Lebensraum sind Filtrierer oder Sammler (Berg 1995). Sie nutzen den Regen des feinen organischen Detritus, der durch die Wassersäule zur Sedimentoberfläche sinkt. In vielen Seen wird dieser Detritus überwiegend aus abgestorbenen Phytoplanktonzellen gebildet, jedoch kann auch das allochthone Flusseston eine wichtige Detritusquelle darstellen (Jones & Grey 2004).

Mit Hilfe des Kohlenstoff-Isotopesverhältnisses ($\delta^{13}C$) bietet sich die Möglichkeit, den Anteil allochthoner und autochthoner Kohlenstoffquellen an der Nahrung des profundalen Makrozoobenthos abzuschätzen, da die verschiedenen Kohlenstoffquellen sich oft anhand ihres $\delta^{13}C$-Wertes unterschieden (France 1995). Zudem wird das $\delta^{13}C$ Signal der verschiedenen Quellen beim Transport durch das Nahrungsnetz nur gerinfügig verändert, da sich die $\delta^{13}C$-Werte von Konsumenten gewöhnlich um weniger als 1 ‰ im Vergleich zu ihrer Nahrung unterscheiden (DeNiro & Epstein 1977, 1978, Peterson & Fry 1987).

Mit $\delta^{15}N$ wird das trophische Niveau des Makrozoobenthos im benthischen Nahrungsnetz angezeigt, da sich der $\delta^{15}N$-Wert eines Konsumenten typischerweise in Bezug zu seiner Nahrung um 3-4 ‰ anreichert. Organismen exkretieren bevorzugt das leichtere Stickstoffisotop und sind deshalb relativ zu ihrer Nahrung mit $\delta^{15}N$ angereichert (Cabana & Rasmussen 1996, De Niro & Epstein 1981, Wada *et al.* 1987, Kling & O`Brien 1992, Vander Zanden *et al.* 1997, 2000).

Die Untersuchungen des Seebodens des Bodensees im Rahmen des BUS-Programms zeigten eine große räumliche Heterogenität der chemischen, sedimentologischen und biologischen Parameter (IGKB 2009). Mit Hilfe der stabilen Isotope $\delta^{13}C$ [‰] und $\delta^{15}N$ [‰] wurde die Heterogenität und eine unterschiedliche Zufuhr von allochthonem oder autochthonem organischem Kohlenstoff an profundalen Stellen des Bodensees bestätigt (siehe Kap. II). Damit darf erwartet werden, dass das Makrozoobenthos sich an Stellen mit stark ausgeprägtem Einfluss von Zuflüssen verstärkt von allochthonem Detritus und sich das Makrozoobenthos an zuflußfernen Stellen verstärkt von autochthonen Algen ernährt.

Zielsetzung

Das Ziel dieses Kapitels ist die Beantwortung von folgenden Fragen:

- Welchen Einfluss hat das allochthon eingetragene Flußseston auf die benthische Entwicklung?
- Welche Unterschiede hinsichtlich des stabilen Isotopeverhältnisses von Kohelnstoff zeigen die Kohlenstoffquellen zwischen den Profundal-Stellen des Bodensees?
- In wie weit spiegelt sich das allochton eingetragene Flußsestons in der saisonalen Dynamik der Oligochaeten und der Chironomiden-Larven der profundalen Probenahmestellen wieder?
- In wie weit spiegelt sich die autochthone Produktion in der saisonalen Dynamik der Oligochaeten und der Chironomiden-Larven der profundalen Probenahmestellen wieder?
- Lässt sich mit Hilfe der stabilen Isotopenverhältnisse von Stickstoff ($\delta^{15}N$) die trophische Struktur des Makrozoobenthos (Oligochaeten und Chironomidenlarven) charakterisieren?
- Welche Rolle spielt der mikrobielle Metabolismus für die Interpretation von $\delta^{13}C$- und $\delta^{15}N$-Signaturen der benthischen Organismen des Bodensees?

2 Material und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet:

Die Station WH vor Wasserburg (GK-Koordinate: Rechtswert 5268827; Hochwert 3545191) und die Station Fischbach-Güttingen FG vor Romanshorn (GK: Rechtswert 5273597 und Hochwert 3526896) (siehe Kapitel II).

2.2. Probenahme

2.2.1 Makrozoobenthos (Chironomidenlarven /Oligochaeten)

Innerhalb der vorliegenden Arbeit wurden verschiedene Sedimentkerne untersucht. Die Sedimentkerne wurden mit dem Forschungsschiff „Kormoran" des Instituts für Seeforschung, Langenargen, entnommen. Die Tiefe wurde über ein Echolot gemessen und die genaue Entnahme-Position mit einem GPS (Global Positioning System) eingemessen. Die Probenentnahme selbst erfolgte mit einem Dreifach-Sedimentstecher (Abb. III-1) modifiziert nach Meischner & Rumohr (1974).

Die Chironomidenlarven und Oligochaeten wurden aus den drei parallel entnommenen Bohrkernen beprobt. Die Röhren des Kerns haben einen Innendurchmesser von 10,5 cm und sind 60 cm lang. Direkt nach der Beprobung wurde das Makrozoobenthos der Schicht 0-10 cm zur Aussiebung mit Seewasser gewässert. Dabei wurde das Material über ein Schlämm-Sieb mit Maschenweiten von 200 µm gesiebt. Die Chironomidenlarven und Oligochaeten wurden zur Darmentleerung 24 Stunden in filtriertem Seewasser gelagert (Feuchtmayr & Grey 2003). Für die individuellen Larven und alle Oligochaeten wurde die Anzahl an Tieren protokolliert und fotografiert, um anschließend bestimmt zu werden.

Um die taxonomische Bestimmung zu bestätigen, wurden Larven von jeder Parallelprobe in Formaldehyd eingelegt. Hinzukamen auch die Kopfkapseln der Körper, die für die SI verwendet wurden. Für die Isotopen-Bestimmung wurde dann der Körper ohne Kopfkapsel präpariert. Die Chironomidentaxa wurden anhand des Mundapparates der Kopkapseln sowie der kompletten Tiere bestimmt. Die Chironomiden-Bestimmung durch Dr. Nicola Reiss hat bestätigt, dass die Larven gut erfasst waren. Für die Oligochaeten wurden keine Artbestimmung durchgeführt.

Der Sedimentstecher

Mit dem Sedimentstecher können längere, mehr oder weniger ungestörte Sedimentkerne entnommen werden. Aus diesen Sedimentkernen lassen sich außerhalb des Wassers anschließend Proben aus verschiedenen Tiefen herstellen. Die durchsichtigen Kunststoffröhren ermöglichen zudem eine Beobachtung und fotografische Dokumentation der Schichtung.



Abbildung III-1: Sedimentstecher nach Meischner & Rumohr 1974.

2.2.2 Bakterienzählung

Fluoreszenzmikroskopie (DAPI-„Färbung"). Die mit Formol (Endkonzentration 3 %) fixierte Sedimentprobe wird zur Auflösung von Aggregaten und Ablösung anhaftender Bakterien mit Ultraschall (Bandelin Electronic, Berlin) und einem Detergenz (Natriumpyrophosphat-Lsg) behandelt (Velji & Albright 1986). Anschließend wurden die Bakterien mit DAPI angefärbt, über einen Membranfilter filtriert und unter dem Fluoreszenzmikroskop im abgedunkelten Raum ausgezählt.

2.2.2 Leucininkorporation und Glukoserespiration

Um über die Erfassungen der Bestände von Benthosorganismen hinaus auch eine Vorstellung von in den oberen Sedimentschichten ablaufenden Stoffwechselaktivitäten zu erhalten, wurde an allen Probentagen im Labor mit Hilfe der Zugabe von organischen ^{14}C-Tracern zu den jeweils entnommenen Sedimentproben potenzielle Stoffwechselaktivitäten gemessen. Dabei diente die Messung der Inkorporationsrate der ^{14}C markierter Aminosäure Leucin nach Fischer & Pusch (1999) als Maß für bakterielle Proteinsynthese, während die Messung der CO_2 Freisetzung aus ^{14}C markierter Glukose als Maß für die bakterielle Respiration verwendet wurde.

2.3 Isotopenmessungen

2.3.1 Aufbereitung der Proben für die Isotopmessungen

Die Larven (Körper ohne Kopf) und die Oligochaeten wurden im Trockenschrank (24 Stunden bei 60°C) getrocknet. Dann wurden sie homogenisiert und 0,7 bis 1 mg trockene Biomasse in eine 4x6 mm Zinnkapsel eingebracht. Die Trockenbiomasse in den Messkapseln für die Isotopenanalyse liegt optimalerweise zwischen 0,25 mg und 0,7 mg (max. 1 mg), da die Kalibration des Massenspektrometers nur im Bereich zwischen 0,1 mg und 0,4 mg Kohlenstoff gültig ist (0,25 mg Trockenbiomasse entsprechen ca. 0,1 mg C).

Das gesamte Probematerial (102 Chiromomidenlarven und 120 Oligochaetenproben) wurde anschließend zur Untersuchung von $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ [‰] im Elementaranalysator bzw. im Massenspektrometer nach Freising (WZW, Dr. Rudi Schäufele) transportiert und dort gemessen.

2.3.2 Isotopenmessungen

Die Isotopenmessungen erfolgten an einem Massenspektrometer. Aus den Organismenproben wurden die Stickstoff und die Kohlenstoff-Isotopenverhältnisse bestimmt. Jede Probe wurde dabei gegen ein Referenzgas gemessen (N_2 bzw. CO_2), das vorher mittels sekundären Isotopenstandards kalibriert worden war (IAEA-N1 und IAEA- N_2 für N_2, Genauigkeit der Kalibration ± 0,09; IAEA-CH6 für CO_2, Genauigkeit der Kalibration 0,06). Nach jeder zehnten Probe wurde ein fester Laborstandard mit ähnlichem C:N-Verhältnis wie die Proben selbst (fein gemahlenes Proteinpulver für tierische Proben) gemessen. Die mit der Messung der Laborstandards verbundene Streuung (<0,2 Stabw. und <0,15 Stabw. für N_2 bzw. CO_2) wurde als Maß für die Genauigkeit der Messung der Proben angesehen (siehe auch Kapitell II).

3 Ergebnisse

Eine umfassende Untersuchung der jahreszeitlichen Entwicklung der benthischen Lebensgemeinschaften (Oligochaeten, Chironomidenlarven) und deren Stoffumsetzungen wurde von Februar 2005 bis Februar 2006 durchgeführt. Mit monatlichen Sedimentbeprobungen wurden die ersten 10 cm des Seebodens an den beiden Messstationen nahe Wasserburg (WH) und nahe Güttingen (FG) beprobt. An jedem Standort wurden 13 Probenahmen durchgeführt und dabei insgesamt 38 Parallelproben an den Stellen FG und 36 an der Stelle WH genommen. Im September konnte wegen der hohen Sedimentation nach den August-Hochwassern 2005 nur eine Probe bei WH entnommen werden.

An der Stelle WH wurden in jedem Monat Oligochaeten gefunden. Chironomidenlarven wurden nur im April, Mai, Juli und August registriert. Die Grundlage der folgenden Ergebnisse bilden 12.608 Oligochaeten und 98 Chironomidenlarven. Demgegenüber wurden an der Stelle FG zu jedem Zeitpunkt sowohl Chironomidenlarven als auch Oligochaeten gefunden. Die Datengrundlage besteht hier aus 779 Oligochaeten und 800 Chironomidenlarven. Die absoluten Häufigkeiten werden in Individuen pro m² angegeben (Tab. III-1).

3.1 Abundanzen der Chironomidenlarven und Oligochaeten [Ind./m²]

Am Standort WH wurden überwiegend niedrige Abundanzen von Chironomidenlarven gefunden, deren Werte um etwa 98 Ind./m² schwankten. Demgegenüber wurde am 14. Februar 2005 eine maximalen Abundanz von 369 Ind/m² gefunden, die möglicherweise das Maximum vor dem danach einsetzenden Schlüpfen der Larven darstellen könnte. Im März, April, Mai und August wurden ähnliche Abundanzen gefunden. Im Juni, und nach dem Hochwasserereignis vom August 2005, d.h. in den Monaten September, Oktober, November und Dezember wurden keine Chironomidenlarven gefunden. Abgesehen von der abnehmenden Anzahl der Chironomidenlarven ist eine eindeutige Dynamik in der Populationsdichte nicht festzustellen (Abb. III-2). Im Gegensatz dazu weisen die Oligochaeten in WH hohe Häufigkeiten während des gesamten Untersuchungzeitraumes auf. Die Individuenanzahl schwankt zwischen ca. 30.000 Ind./m² im Mai und 1000 Ind./m² in Oktober. Die mittlere Oligochaetenabundanz betrug 12.607 Ind./m^2. In diesem Untersuchungsgebiet weisen die Abundanzen der Parallelproben der Oligochaeten nur geringe Unterschiede auf. Vor dem Hochwasser schwanken die Abundanzwerte zwischen 31.242 Ind./m² im Mai und 10.455 Ind./m² im Juli, danach zwischen 1.107 Ind./m² im Oktober und 6.765 Ind./m² im November (Tab. III-1). Somit wurden nach dem Hochwasserereignis dreifach niedrigere Häufigkeiten von Oligochaeten gefunden.

An der Stelle FG zeigen Oligochaeten und Chironomidenlarven ähnliche mittlere Abundanzen in Höhe von rund 800 Ind./m² (Abb. III-3). Ingesamt allerdings variieren die absoluten

Abundanzen der Oligochaeten zwischen 123 Ind./m² im Februar 2005 und 2.214 Ind./m² im Mai (siehe Tabelle III-1).

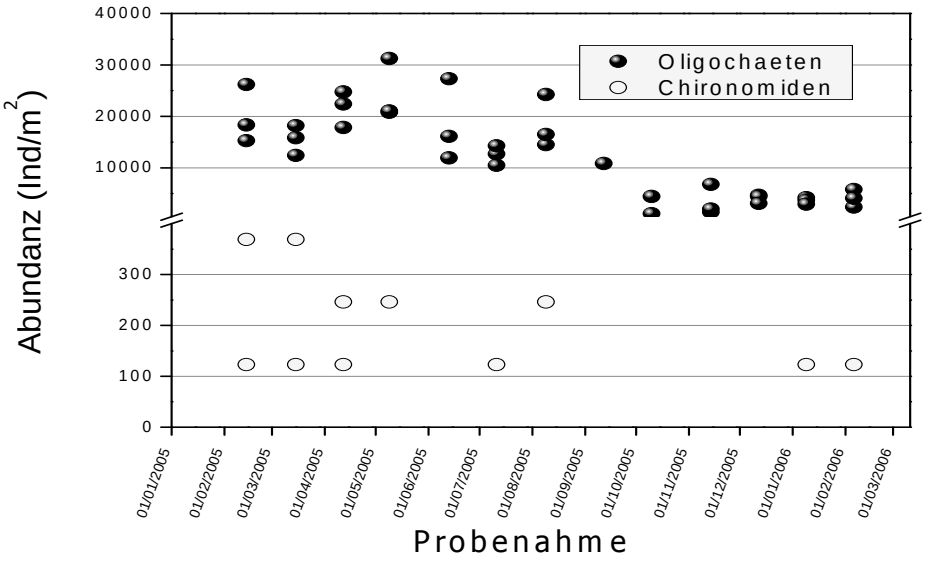


Abbildung III-2: Abundanzen der Oligochaeten und Chironomidenlarven in der Sedimentschicht 0-10 cm im Profundal des Bodensees, Standort WH (nahe Wasserburg). Die Häufigkeiten sind in Individuen pro m² angegeben.

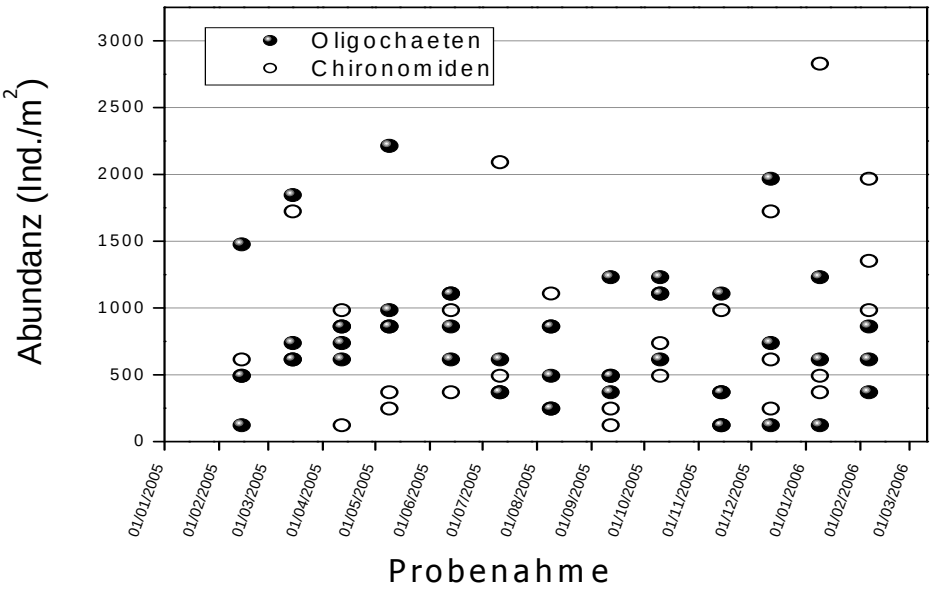


Abbildung III-3: Abundanzen der Oligochaeten und Chironomidenlarven in der Sedimentschicht 0-10 cm im Profundal des Bodensees, Standort FG (nahe Güttigen). Die Häufigkeiten sind in Individuen pro m² angegeben.

Tabelle III-1: Abundanz von Oligochaeten und Chironomidenlarven in Individuen pro m^2. Das Makrozoobenthos wurde von Februar 2005 bis Februar 2006 an den Profundalstellen WH (Wasserburg-Hagnau) und FG (Fischbach-Güttingen) beprobt.

Probenahme	**Oligochaeten**	**Chironomiden**	**Oligochaeten**	**Chironomiden**	**Oligochaeten**	**Chironomiden**	**Oligochaeten**	**Chironomiden**
	Anzahl	Anzahl	Ind./m²	Ind./m²	Anzahl	Anzahl	Ind./m²	Ind./m²
	FG	**FG**	**FG**	**FG**	**WH**	**WH**	**WH**	**WH**
14.02.2005	1	4	123	492	149	1	18327	123
14.02.2005	12	0	1476	0	213	3	26199	369
14.02.2005	4	5	492	615	124	0	15252	0
15.03.2005	6	14	738	1722	148	1	18204	123
15.03.2005	15	5	1845	615	101	3	12423	369
15.03.2005	5	5	615	615	129	0	15867	0
12.04.2005	5	7	615	861	201	2	24723	0
12.04.2005	6	8	738	984	145	0	17835	0
12.04.2005	7	1	861	123	182	1	22386	123
09.05.2005	8	2	984	246	254	0	31242	0
09.05.2005	18	3	2214	369	169	2	20787	246
09.05.2005	7	7	861	861	171	0	21033	0
13.06.2005	5	3	615	369	222	0	27306	0
13.06.2005	9	8	1107	984	97	0	11931	0
13.06.2005	7	9	861	1107	131	0	16113	0
11.07.2005	5	4	615	492	103	0	12669	0
11.07.2005	3	17	369	2091	116	1	14268	123
11.07.2005	3	3	369	369	85	1	10455	123
09.08.2005	4	7	492	861	118	0	14514	0
09.08.2005	7	2	861	246	134	2	16482	246
09.08.2005	2	9	246	1107	197	0	24231	0
12.09.2005	3	1	369	123	66	0	10824	0
12.09.2005	4	2	492	246	0	0	0	0
12.09.2005	10	4	1230	492	0	0	0	0
10.10.2005	10	6	1230	738	9	0	1107	0
10.10.2005	5	4	615	492	36	0	4428	0
10.10.2005	9	9	1107	1107	0	0	0	0
14.11.2005	3	3	369	369	11	0	1353	0
14.11.2005	9	8	1107	984	55	0	6765	0
14.11.2005	1	1	123	123	16	0	1968	0
12.12.2005	16	14	1968	1722	38	0	4674	0
12.12.2005	6	5	738	615	36	0	4428	0
12.12.2005	1	2	123	246	25	0	3075	0
09.01.2006	1	23	123	2829	34	0	4182	0
09.01.2006	10	4	1230	492	30	0	3690	0
09.01.2006	5	3	615	369	24	1	2952	123
06.02.2006	7	16	861	1968	47	0	5781	0
06.02.2006	5	8	615	984	19	1	2337	123
06.02.2006	3	11	369	1353	33	1	4059	123

3.2 Isotopenmessungen an Makrozoobenthos

Für die Untersuchung der zeitlichen und räumlichen Variabilität des Makrozoobenthos im Bodensee-Profundal wurden von Oligochaeten und Chironomidenlarven die $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$-Gehalte [‰] gemessen (Abb. III-4,5,6,7,8). Von April bis Oktober 2005 wurden an beiden Standorten WH (Zuflussnahe) und FG (autochthone Referenz) für diese Untersuchung Oligochaeten und Chironomidenlarven mit einer Größe > 1cm ausgewählt.

Insgesamt wurden an der Stelle FG von 116 Chironomidenlarven Larven die $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$-Verhältnisse [‰] bestimmt. An der Stelle WH wurde von neun Chironomidenlarven die Isotopenverhältnisse $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ [‰] bestimmt. Von den Oligochaeten wurden 111 aus FG und 200 aus WH bezüglich ihres $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$-Verhältnisses [‰] analysiert.

An der Stelle (WH) wurden nur Chironomiden der Gattung *Micropsectra* sp*.* (Subfamilie Chironominae, Tribus Tanytarsini) aufgefunden. Demgegenüber wurden an der Stelle (FG) drei verschiedene Taxa aufgefunden: Die Gattungen *Micropsectra* sp*.,* (Subfamilie Chironominae, Tribus Tanytarsini), *Paracladopelma* sp*.* (Subfamilie Chironominae, Tribus Chironomini) und die Gattung *Macropelopia* (Subfamilie Tanypodinae) (Abb. III-4).

Die untersuchten Arten sind bemerkenswerterweise identisch mit den drei Gattungen, die auch schon in den Bodensee-Profundal-Untersuchungen von Witthöft-Mühlmann (1996) (v.a. in 100 m Tiefe, pers. Komm) dominierten. Reiss (1968) hat die von ihm gefundenen Arten dieser drei Gattungen (zusammen mit fünf weiteren Arten) als Grundstock der profundalen Chironomidenbesiedlung des Bodensees bezeichnet. Nach Reiss handelt es sich um die Arten *Macropelopia fehlmanni*, *Paracladopelma nigritula* (sub *P. obscura*) und *Micropsectra contracta* sowie *Micropsectra groenlandica*.

3.2.1 Chironomidenlarven

Taxaspezifissche Isotopensignaturen

In Abbildung III-4 und Tabelle III-2 sind die $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ Signaturen der Chironomidentaxa *Micropsectra* sp*., Paracladopelma* sp. und *Macropelopia* sp*.* aus dem Untersuchungsgebiet FG dargestellt. Mit den Ergebnissen der Varianzanalyse (ANOVA, $F_{2,22} = 50{,}15$; $p<0{,}05$) zeigte sich, dass die $\delta^{13}C$-Werte zwischen den Chironomidenlarven signifikant unterschiedlich sind. Dagegen zeigen die $\delta^{15}N$-Werte keine signifikanten Unterschiede zwischen den Chironomidentaxa (ANOVA, $F_{2,22} = 1{,}14$; $p>0{,}05$). Darin zeigt sich deutlich eine Aufteilung der Chironomidentaxa in zwei Gruppen aufgrund ihrer $\delta^{13}C$-Werte (Tukey's Post-Hoc test, $p<0{,}05$).

Die *Micropsectra* sp. und *Macropelopia* sp. (δ^{13}C-Mittelwerte von -30,40 ±0,77 ‰ (n=19) und -30,97±0,28 ‰ (n=3) erwiesen sich isotopisch schwerer als *Paracladopelma* sp. mit -35,10±0,92 ‰ (n=3), (Anhang III-1).

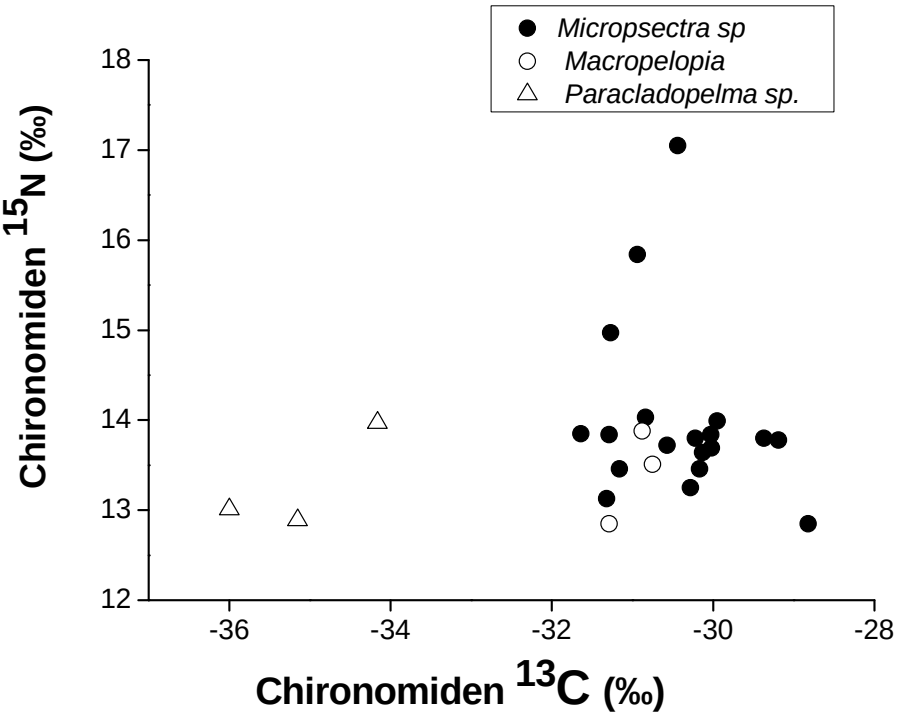


Abbildung III-4: Beziehung zwischen δ^{13}C und δ^{15}N Signaturen [‰] aus der Stelle FG, dargestellt für Einzelindividuen von *Micropsectra* sp., *Paracladopelma* sp. und *Macropelopia* sp.

Zeitliche und räumliche Variabilität des Makrozoobenthos

Für die Untersuchung der zeitlichen und räumlichen Variabilität des Makrozoobenthos wurden die δ^{13}C- und δ^{15}N-Gehalte von Oligochaeten und Chironomiden der Subfamilie *Micropsectra* sp. an den Standorten WH (allochthone Refernez) und FG (autochthone Referenz) gemessen. Für diese Untersuchung wurden die Oligochaeten und Chironomidien-Larven mit einer Größe > 1cm untersucht.

Räumliche Unterschiede des δ^{13}C Verhältnisses der *Micropsectra* sp.

In Abbildung III-5 und Tabelle III-2,3 sind die δ^{13}C v/s δ^{15}N Werte der Chironomiden „ *Micropsectra sp.*" aufgetragen. Es zeigt sich deutlich, dass anhand der δ^{13}C und δ^{15}N-Werte eine klare Unterscheidung der Probestellen vorgenommen werden kann. Nach den Ergebnissen der Varianzanalyse sind die Mittelwerte der Isotopensignaturen sowohl von δ^{13}C (ANOVA, $F_{1,27}$

= 113,6; p<0,05) als auch von δ^{15}N (ANOVA, $F_{1,27}$ = 156; p<0,05) von *Micropsectra* sp. an der Stelle FG deutlich und signifikant schwerer als an der Stelle WH (Anhang III-2).

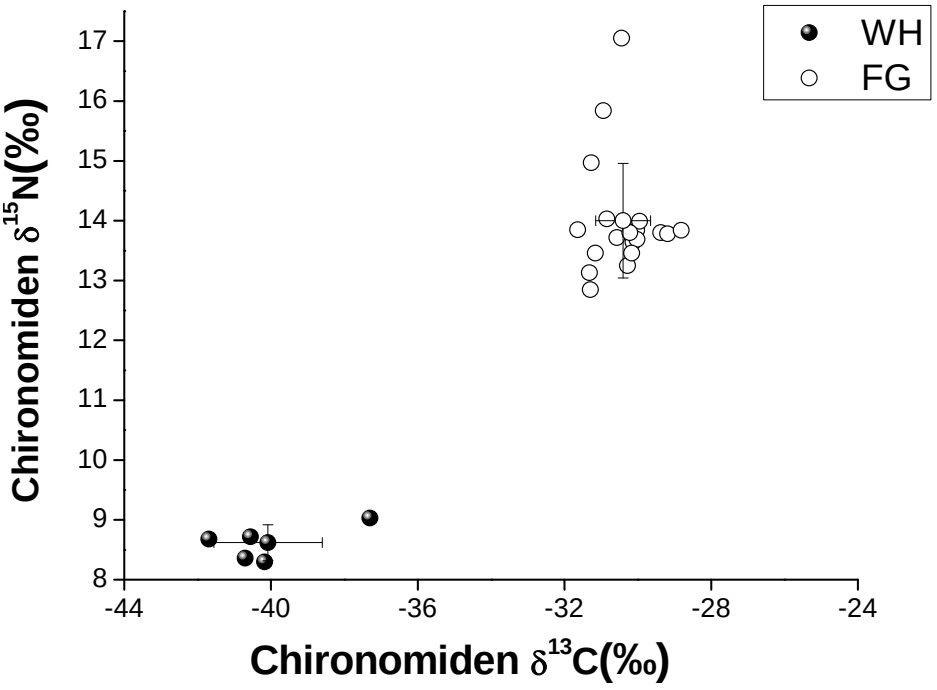


Abbildung III-5: Kohlenstoff- und Stickstoffisotopen Signaturen der Chironomiden „*Micropsectra* sp."an den zwei Profundalstellen mit Mittelwert und Standardabweichung (SD) für jedes Isotop. In FG beträgt δ^{13} C -30,40 ± 0,75 ‰ und δ^{15} N 14,00 ± 0,95 ‰. In WH δ^{13} C (-40,08 ± 1,65 ‰) und δ^{15} N (8,62 ± 0,30 ‰).

3.2.2 Die stabilen Isotopenverhältnisse der Oligochaeten

Nach der Oligochaeten-Bestimmung von Andre Witthöft-Mühlmann (IGKB 2009) konnten an der Stelle FG insgesamt fünf Taxa gefunden werden: *Ilyodrilus templetoni, Potamothrix bedoti, Potamothrix hammoniensis, Tubifex tubifex und Naididae.* An der Stelle WH wurden insgesamt acht Arten erfasst: *Ilyodrilus templetoni, Limnodrilus* sp*. Limnodrilus profundicola, Potamothrix bedoti, Potamothrix hammoniensis, Potamothrix heuscheri, Potamothrix ignotus* und *Tubifex tubifex,* jedoch wurde für unsere Untersuchung mit stabilen Isotopen nicht zwischen den Arten differenziert.

In Abbildung III-6 und Tabelle III-2,3 sind die δ^{13}C gegen die δ^{15}N-Werte der Oligochaeten aufgetragen. Wie bei *Microspectra* sp. unterscheiden sich auch bei den Oligochaeten die Isotopensignaturen der beiden Probestellen deutlich. Wiederum ergaben sich für die Stelle FG signifikant schwerere δ^{15}N (ANOVA, $F_{1,67}$ = 1194; p<0,05) und δ^{13} C (ANOVA, $F_{1,67}$ = 57,42; p<0,05) als an der Stelle WH, (Anhang III-2).

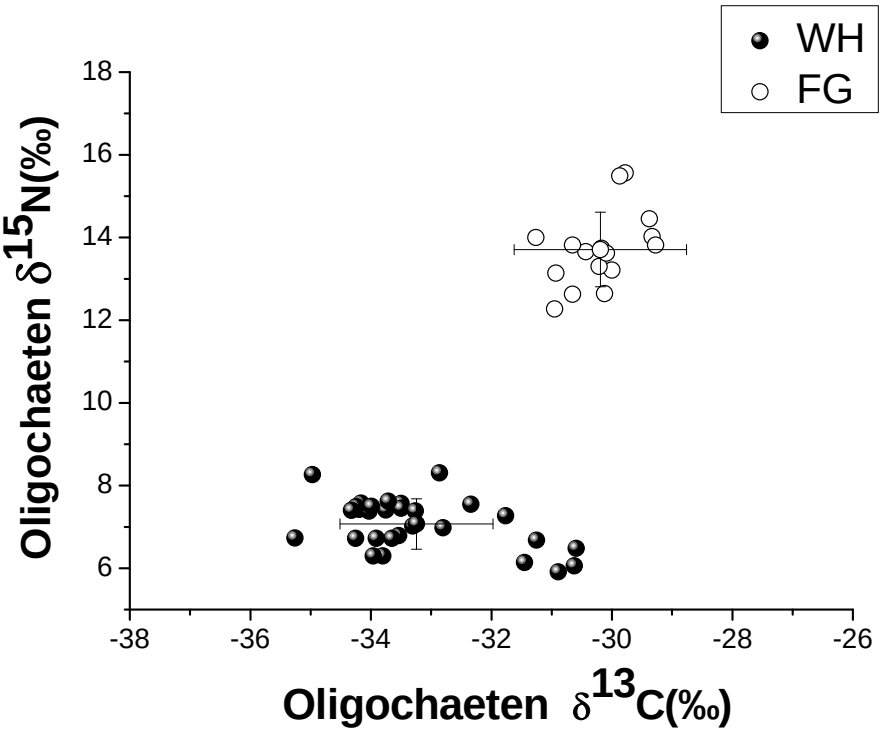


Abbildung III-6: Kohlenstoff- und Stickstoffisotopen-Signaturen von Oligochaeten. Die Untersuchung wurde für die zwei Profundalstellen FG und WH durchgeführt. Der Mittelwert und die Standardabweichungender beider Stationen sind ebenfalls für jedes Isotop dargestellt. Sie betragen in FG -30,19 ± 0,60 ‰ für δ^{13}C, 13,71± 0,91 ‰ für δ^{15}N, in WH -33,24±1,27 ‰ für δ^{13}C und 7,07±0,61 ‰ für δ^{15}N.

3.2.3 Zeitliche Variabilität der stabilen Isotope δ^{13}C und δ^{15}N und Differenzierung der Isotopensignaturen der Benthosorganismen

Über die schon erwähnte Erfassung der δ^{13}C-Gehalte [‰] können auch Rückschlüsse über die Kohlenstoffquellen (δ^{13}C-Gehalte der Sinkstoffe) der Nahrungsversorgung der makrobenthischen Lebensgemeinschaften gezogen werden (siehe Kapitel II). Die benthischen Organismen zeigten Unterschiede in den δ^{13}C und δ^{15}N-Signauren hinsichtlich ihrer Nahrungsquellen. In WH gibt es einen eindeutigen unterschied zwischen *Microosectra* sp. und Oligochaeten bzw. Sedimenfallenmaterial wogegen in FG alle drei eher ähnlich sind.

In Abbildung III-7A sind die δ^{13}C-Gehalte [‰] der Chironomiden *Micropsectra* sp., Oligochaeten und des Sedimentfallenmaterials an der Probestelle WH aufgetragen. Es zeigt sich deutlich, dass anhand der δ^{13}C-Werte eine Unterteilung des Makrozoobenthos in zwei Gruppen vorgenommen werden kann. Möglicherweise spiegelt sich in dieser Gruppierung eine

unterschiedliche Ernährungsform der Chironomidenlarven wieder. Die $\delta^{13}C$ Isotopensignaturen von Chironomidenlarven schwanken zwischen -41,69 bis -37,30 ‰. Dagegen schwanken die Werte der Oligochaeten zwischen -34,00 bis -31,09 ‰. Gegenüber der Stelle FG unterschieden sich an der Stelle WH die Isotopensignaturen der Benthosorganismen von denen des organischen Materials aus den Sedimentfallen deutlich: beide untersuchten Tiergruppen weisen leichtere Signaturen auf als das Fallenmaterial. Dabei war der Unterschied bei den Chironomidenlarven besonders ausgeprägt. Mit einem Wert im Bereich von $\delta^{13}C$ = -40 ‰ wurden hier sogar weit leichtere Signaturen gefunden wurden als im maskierte Phytoplankton und den Sinkstoffen (siehe Kap. II).

In Abbildung III-7B sind die $\delta^{13}C$-Gehalte [‰] der Chironomiden *Micropsectra* sp. und der Oligochaeten in (FG) im Vergleich zu denen der Sinkstoffe der Sedimentfalle aufgetragen. Die Isotopensignaturen der Chironomidenlarven schwanken zwischen -31,25 und -28,82 ‰, wohingegen die Oligochaeten Werte von -30,95 bis -29,35 ‰ aufweisen. Eine Saisonalität der $\delta^{13}C$- Gehalte [‰] im Benthos war nicht erkennbar. Jedoch zeigte sich von April bis Juni ein Unterschied von 1 bis 2 ‰ zwischen Organismen und Sinkstoffen. Nach dem Hochwasser-Ereignis im August 2005 waren die Werte von Oligochaeten und Chironomidenlarven sehr ähnlich. An der Stelle FG entsprachen die Gehalte weitgehend denen der Sedimentfallen.

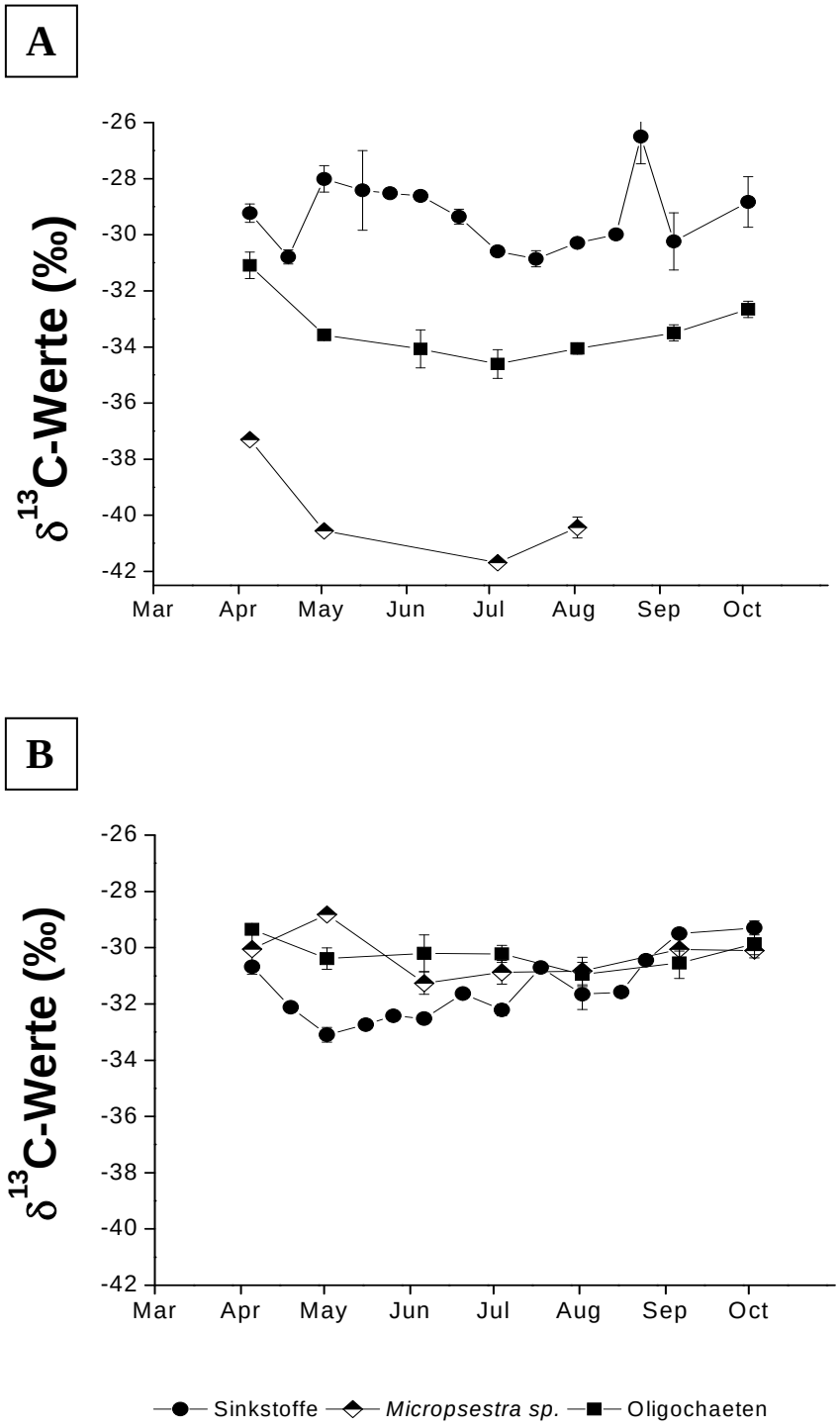


Abbildung III-7: Zeitliche Verlauft der Kohlenstoffisotopensignaturen von Oligochaeten und von *Micropsectra* sp. im die profundalen Untersuchungsstelle WH (**A**) und FG (**B**).

Tabelle III-2: Isotopensignaturen $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ der Makrozoobenthos Oligochaeten und Chironomidenlarven aus der Profundalstelle FG (Fischbach-Güttingen). Die Tiere wurden von April bis Oktober 2005 untersucht. Die Artzusammensetzung der Chironomidenlarven wurde bestimmt.

Proben FG	**Termine**	**Bestimmung**	**$\delta^{15}N/\delta^{14}N$ (‰)**	**$\delta^{13}C/\delta^{12}C$ (‰)**
Chironomiden	12/04/2005	*Micropsectra sp.*	13,80	-29,37
Chironomiden	12/04/2005	*Micropsectra sp.*	13,78	-29,19
Chironomiden	12/04/2005	*Macropelopia sp.*	13,51	-30,75
Chironomiden	12/04/2005	*Macropelopia sp.*	13,88	-30,88
Chironomiden	09/05/2005	*Micropsectra sp.*	13,84	-28,82
Chironomiden	13/06/2005	*Microps.+ Macrop sp.*	12,85	-31,29
Chironomiden	13/06/2005	*Micropsectra sp.*	13,85	-31,64
Chironomiden	13/06/2005	*Micropsectra sp.*	14,03	-30,84
Chironomiden	13/06/2005	*Paracladopelma sp.*	12,89	-35,15
Chironomiden	13/06/2005	*Paracladopelma sp.*	13,01	-36,00
Chironomiden	11/07/2005	*Micropsectra sp.*	14,97	-31,27
Chironomiden	11/07/2005	*Micropsectra sp.*	17,05	-30,44
Chironomiden	11/07/2005	*Micropsectra sp.*	15,84	-30,94
Chironomiden	09/08/2005	*Micropsectra sp.*	13,72	-30,57
Chironomiden	09/08/2005	*Micropsectra sp.*	13,13	-31,32
Chironomiden	09/08/2005	*Micropsectra sp.*	13,25	-30,28
Chironomiden	09/08/2005	*Paracladopelma sp.*	13,97	-34,16
Chironomiden	09/08/2005	*Micropsectra sp.*	13,46	-31,16
Chironomiden	12/09/2005	*Micropsectra sp.*	13,64	-30,13
Chironomiden	12/09/2005	*Micropsectra sp.*	13,84	-30,03
Chironomiden	12/09/2005	*Micropsectra sp.*	13,69	-30,02
Chironomiden	10/10/2005	*Micropsectra sp.*	13,46	-30,17
Chironomiden	10/10/2005	*Micropsectra sp.*	13,99	-29,95
Chironomiden	10/10/2005	Micropsectra	13,80	-30,22
Oligochaeten	12/04/2005	Oligochaeten	14,02	-29,33
Oligochaeten	12/04/2005	Oligochaeten	14,45	-29,38
Oligochaeten	09/05/2005	Oligochaeten	12,64	-30,12
Oligochaeten	09/05/2005	Oligochaeten	12,63	-30,65
Oligochaeten	13/06/2005	Oligochaeten	12,27	-30,95
Oligochaeten	13/06/2005	Oligochaeten	15,56	-29,78
Oligochaeten	13/06/2005	Oligochaeten	15,49	-29,87
Oligochaeten	11/07/2005	Oligochaeten	13,66	-30,43
Oligochaeten	11/07/2005	Oligochaeten	13,21	-30,00
Oligochaeten	09/08/2005	Oligochaeten	14,00	-31,26
Oligochaeten	09/08/2005	Oligochaeten	13,82	-30,65
Oligochaeten	12/09/2005	Oligochaeten	13,14	-30,93
Oligochaeten	12/09/2005	Oligochaeten	13,74	-30,17
Oligochaeten	10/10/2005	Oligochaeten	13,82	-29,27
Oligochaeten	10/10/2005	Oligochaeten	13,30	-30,21
Oligochaeten	10/10/2005	Oligochaeten	13,62	-30,09

:

Tabelle III-3: Isotopensignaturen $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ der Makrozoobenthos Oligochaeten und Chironomidenlarven aus der Profundalstelle WH (Wasserburg- Hagnau). Die Tiere wurden von April bis Oktober 2005 untersucht Die Artzusammensetzung der Chironomiden-Larven wurde bestimmt.

Proben WH	**Termine**	**Bestimmung**	**$\delta^{15}N/\delta^{14}N$ (‰)**	**$\delta^{13}C/\delta^{12}C$ (‰)**
Chironomiden	12/04/2005	*Micropsectra sp.*	9,03	-37,30
Chironomiden	09/05/2005	*Micropsectra sp.*	8,72	-40,56
Chironomiden	11/07/2005	*Micropsectra sp.*	8,68	-41,69
Chironomiden	09/08/2005	*Micropsectra sp.*	8,36	-40,70
Chironomiden	09/08/2005	*Micropsectra sp.*	8,30	-40,17
Oligochaeten	12/04/2005	Oligochaeten	6,06	-30,62
Oligochaeten	12/04/2005	Oligochaeten	6,48	-30,59
Oligochaeten	12/04/2005	Oligochaeten	6,68	-31,25
Oligochaeten	12/04/2005	Oligochaeten	7,27	-31,76
Oligochaeten	12/04/2005	Oligochaeten	6,14	-31,45
Oligochaeten	12/04/2005	Oligochaeten	5,91	-30,89
Oligochaeten	09/05/2005	Oligochaeten	6,79	-33,54
Oligochaeten	09/05/2005	Oligochaeten	7,57	-33,50
Oligochaeten	09/05/2005	Oligochaeten	7,45	-33,50
Oligochaeten	09/05/2005	Oligochaeten	7,41	-33,75
Oligochaeten	13/06/2005	Oligochaeten	6,72	-33,65
Oligochaeten	13/06/2005	Oligochaeten	6,72	-33,91
Oligochaeten	13/06/2005	Oligochaeten	6,73	-35,26
Oligochaeten	13/06/2005	Oligochaeten	7,42	-34,19
Oligochaeten	13/06/2005	Oligochaeten	7,58	-34,16
Oligochaeten	13/06/2005	Oligochaeten	7,39	-33,26
Oligochaeten	11/07/2005	Oligochaeten	8,26	-34,97
Oligochaeten	11/07/2005	Oligochaeten	6,72	-34,25
Oligochaeten	09/08/2005	Oligochaeten	6,30	-33,80
Oligochaeten	09/08/2005	Oligochaeten	6,30	-33,96
Oligochaeten	09/08/2005	Oligochaeten	7,38	-34,03
Oligochaeten	09/08/2005	Oligochaeten	7,49	-34,24
Oligochaeten	09/08/2005	Oligochaeten	7,50	-33,99
Oligochaeten	09/08/2005	Oligochaeten	7,40	-34,32
Oligochaeten	10/10/2005	Oligochaeten	7,02	-33,30
Oligochaeten	10/10/2005	Oligochaeten	7,62	-33,71
Oligochaeten	10/10/2005	Oligochaeten	8,31	-32,86
Oligochaeten	10/10/2005	Oligochaeten	6,98	-32,80
Oligochaeten	10/10/2005	Oligochaeten	7,55	-32,34

3.2.4 Trophisches benthisches δ^{15}N Nahrungsnetz

Der Vergleich der δ^{15}N Werte zwischen Sinkstoffen und den detritivoren Konsumenten (Oligochaeten und Chironomidenlarven) erbrachte an der „allochtonen" Stelle WH Unterschiede von 2,22 ‰ bis 3,53 ‰ (Abb. III-8). An der „autochtonen" Stelle FG hingegen zeigt sich ein großer Unterschied von 8,27 ‰ und 8,35 ‰ zwischen dem Makrozoobenthos und den Sinkstoffen. Die δ^{15}N Werte von detrivoren Konsumenten wurden mit den jeweiligen δ^{15}N Werte von Sinkstoffen aus beiden Standorten verglichen (Tab. III-6). Die δ^{15}N-Sinkstoffe wurden zuvor im Kapitel II diskutiert.

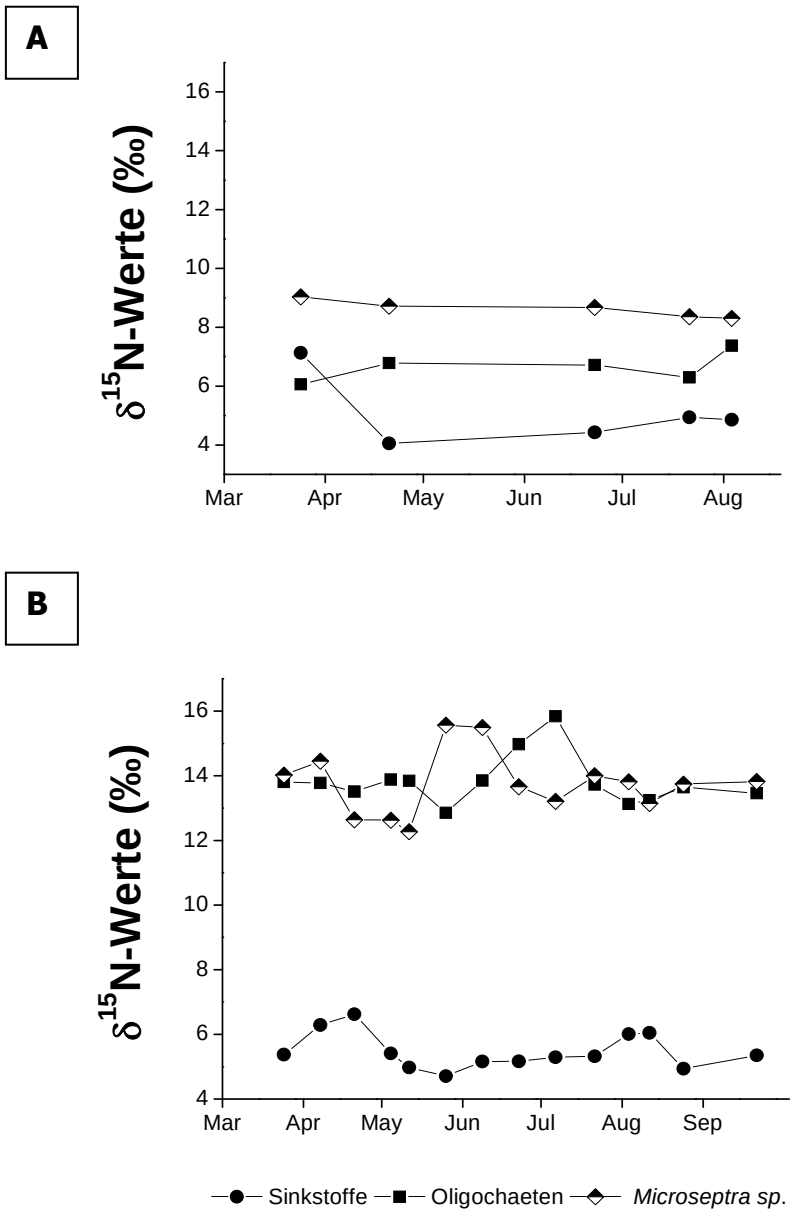


Abbildung III-8: Variabilität der δ^{15}N -Gehalte des Makrozoobenthos und Sinkstoffe im Profundal des Bodensees, Standort WH (**A**) und Standort FG (**B**).

Tabelle III-4: $\delta^{15}N$ Isotopensignaturen der Makrozoobenthos (Oligochaeten und Chironomidenlarven) und deren Sinkstoffe aus der Profundalstelle FG (Fischbach-Güttingen) und WH (Wasserburg-Hagnau).

Proben	$\delta^{15}N$-Sinkstoffe	$\delta^{15}N$-Chironomiden	$\delta^{15}N$-Oligochaeten
FG			
12/04/05	5,37	13,80	14,02
26/04/05	6,29	13,78	14,45
09/05/05	6,63	13,51	12,64
23/05/05	5,41	13,88	12,63
30/05/05	4,97	13,84	12,27
13/06/05	4,71	12,85	15,56
27/06/05	5,16	13,85	15,49
11/07/05	5,17	14,97	13,66
25/07/05	5,29	15,84	13,21
09/08/05	5,32	13,72	14,00
22/08/05	6,01	13,13	13,82
30/08/05	6,05	13,25	13,14
12/09/05	4,94	13,64	13,74
10/10/05	5,35	13,46	13,82
WH			
12/04/05	7,13	9,03	6,06
09/05/05	4,06	8,72	6,79
11/07/05	4,43	8,68	6,72
09/08/05	4,94	8,36	6,30
22/08/05	4,86	8,30	7,38

3.3 Mikrobielle Abundanzen und Aktivitäten

Die Abundanzen und Aktivitäten der Bakterien wurden in beiden Untersuchungsgebieten bestimmt, da Bakterien eine wichtige Nahrungsquelle für die benthischen Organismen sein können (Deines *et al.* 2007).

3.3.1 ATP

Das Biomolekül ATP zerfällt postmortal sehr schnell, daher können die ATP- Gehalte als ungefähres Maß für die lebende Biomasse in Sedimenten genommen werden. Darin sind allerdings sowohl passiv antransportierte, sedimentierende Planktonorganismen als auch aktiv dort wachsende Organismen der Seebodenlebensgemeinschaft enthalten (IGKB 2009). Insgesamt zeigt der Vergleich, dass an der Stelle FG in der Regel höhere ATP-Konzentrationen angetroffen werden als an Stelle WH (Abb. III-9).

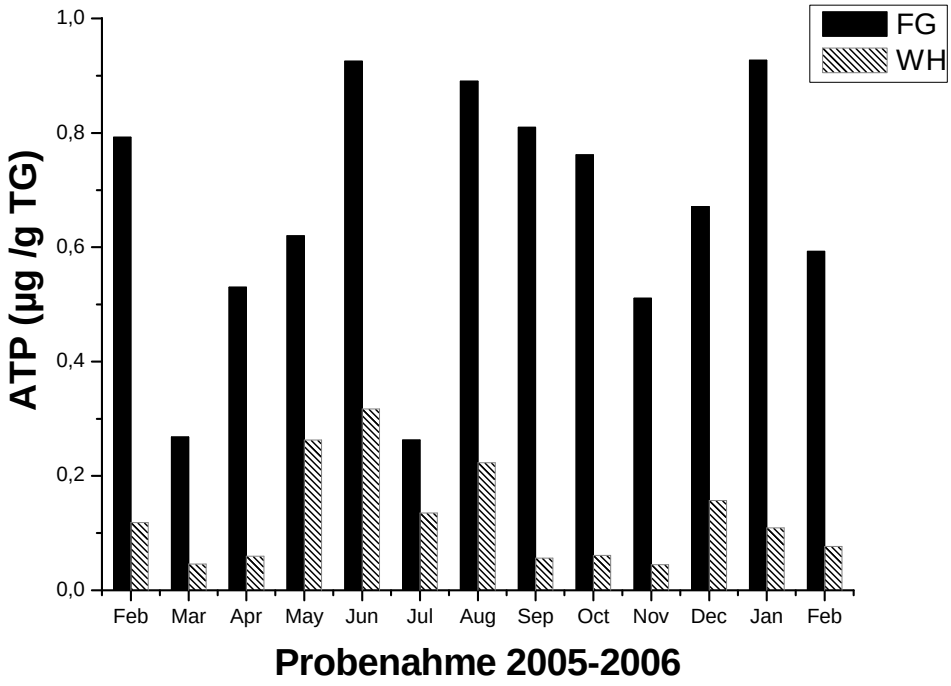


Abbildung III-9: ATP Gehalte im oberen Sediment- Zentimeter in WH und FG.

Dabei ist an der Stelle FG bei insgesamt sehr hohen Schwankungsbreiten ein klarer saisonaler Gang nur schwer erkennbar. Demgegenüber zeichnen sich an der Stelle WH saisonale Unterschiede ab, da nach einem winterlichen Minimum Anstiege im Frühsommer beobachtet werden. Mit dem Hochwasser im August 2005 erfolgte durch die Verdünnung ein starker Abfall, danach im Spätherbst und Winter wieder ein leichter Anstieg. Dieser Unterschied in den saisonalen Mustern zwischen FG und WH hängt vermutlich mit der schon erwähnten zeitlichen „Verschmierung" an der Stelle FG zusammen, da an dieser Stelle ja immer mehrere Sedimentationsjahre in dem hier beprobten obersten Zentimeter enthalten sind, während die beprobte obeste Schicht an der Stelle WH nur wenige Wochen oder Monate alt ist (siehe Kap. II).

3.3.2 Bakterienzahl

Die über Fluoreszensmikroskopie erfasste Gesamtzahl der Bakterien in den Sedimenten erbrachte generell wie beim ATP ebenfalls erhöhte Abundanzen an der Stelle FG (Abb. III-10).

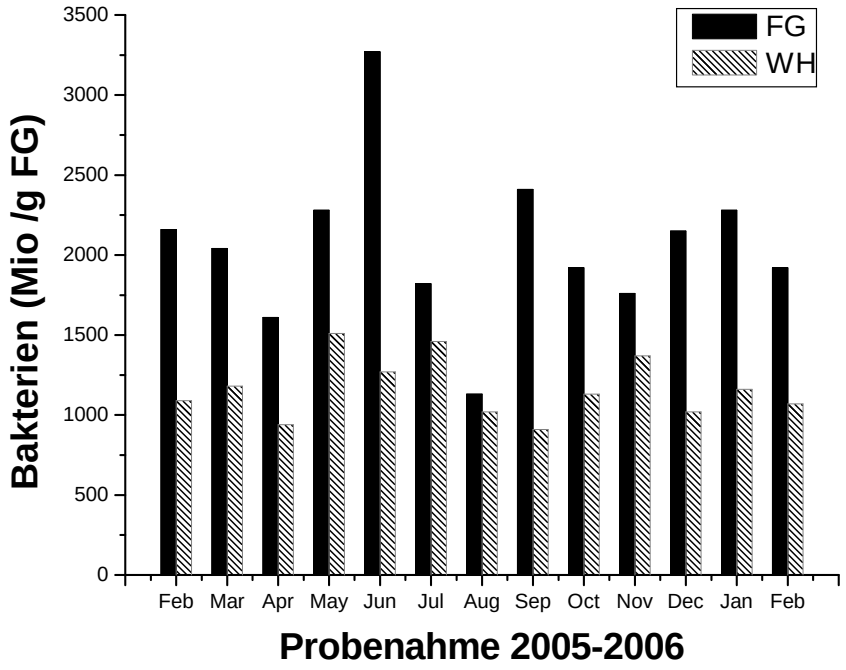


Abbildung III-10: Bakterienkonzentrationen im oberen Zentimeter der Sedimente an den Stellen WH und FG.

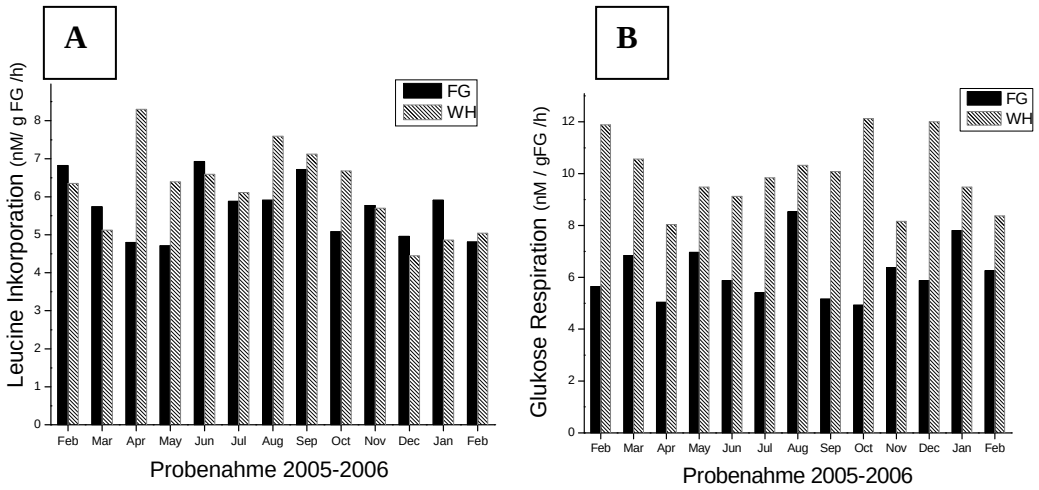


Abbildung III-11: **A**: Inkorporation von Leucin an den Stellen WH und FG. **B**:Respiration von Glukose an den Stellen WH und FG .

3.3.3 Mikrobielle Aktivitäten

Für die als Maß für bakterielle Proteinsynthese geltende Messung der Inkorporationsrate der Aminosäure Leucin zeigte sich, dass an der Stelle WH besonders zu Zeiten erhöhter Sedimentation, also im Frühsommer und nach dem Augusthochwasser, deutlich höhere Werte gefunden wurden als an der Stelle FG. An den übrigen Probentagen waren die Werte in vergleichbarer Größenordnung. (Abb. III 11-A) Berücksichtigt man, dass die Bakteriendichte an Stelle FG doppelt so hoch wie an Stelle WH war, bedeutet dies auch, dass die spezifische bakterielle Aktivität an der Stelle WH mindestens doppelt so hoch wie an der Stelle FG war.

Besonders eindrucksvoll konnte der Unterschied zwischen beiden Stationen bei der Messung der Respiration organischer Substrate belegt werden. Wie am Beispiel Glukose gezeigt, waren die Respirationswerte durchgängig an der Stelle WH höher als an der Stelle FG. Ähnliche Befunde wurden für die Respirationsraten der Substrate Leucin und Phenol erhalten - bei allerdings weniger ausgeprägten absoluten Unterschieden. Besonders zu Zeiten erhöhter Sedimentation, also im Frühsommer und nach dem Augusthochwasser, wurden an der Stelle WH deutlich höhere Werte gefunden als an der Stelle FG. An den übrigen Probentagen waren die Werte in vergleichbarer Größenordnung (Abb. III-11B).

Insgesamt sprechen die mikrobiologischen Befunde dafür, dass die bakteriellen Stoffumsätze an der Stelle WH deutlich höher sind als an der Stelle FG, obwohl letztere viel höhere Biomassendichten aufweist.

4 Diskussion

Die Anwendung der stabilen Isotopen-Technik für die Interpretation ökologischer Zusammenhänge hat in den letzten 20 Jahren stark zugenommen (Grey 2006). Stabile Isotope sind eine gute und schnelle Methode, um die Herkunft der Nahrung des Makrozoobenthos im Profundal zu untersuchen. Sie ergänzen somit andere Methoden zur Ermittlung von Nahrungsnbeziehungen wie Darminhalts- und Fettsäurenanalysen (Goedkoop *et al.* 1998).

Die Dominanz von allochthoner organischer Sedimentation am Untersuchungsgebiet WH vor Wasserburg und von autochthoner organischer Sedimentation (Plankton und planktonbürtiger Detritus) an der Station FG vor Güttingen wurde schon zuvor festgestellt (siehe Kap.II).

Mit Hilfe der $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ Werte konnten deutliche Hinweise auf den Einfluss des allochthonen und der autochthonen Zufuhr von sPOM auf die profundale benthische Lebensgemeinschaft (Oligochaeten und Chironomidenlarven) des Bodensees gewonnen werden. Insgesamt sprechen die Isotopen-Werte der benthischen Organismen dafür, dass die Nahrungsversorgung über zwei unterschiedlichen Quellen erfolgt, die eindeutig distinkte Isotopensignaturen aufweisen.

4.1 Abundanzen

Das Makrozoobenthos im Profundal des Bodensees (mit Oligochaeten und Chironomidenlarven als dominanten Gruppen) zeigt sehr ausgeprägte Unterschiede zwischen den Stellen WH und FG. In WH war insgesamt eine sehr hohe Abundanz von Oligochaeten festzustellen, während Chironomidenlarven deutlich seltener zu finden waren (Abb. III-2). Demgegenüber waren an der Stelle FG insgesamt geringere Abundanzen für beide Gruppen nachweisbar (Abb. III-3), bei allerdings erhöhter Diversität der Artenzusammensetzung der Chironomiden (Abb. III-4) und Oligochaeten (IGKB 2009). Abgesehen von der abnehmenden Anzahl der Chironomiden-Larven von 20 Ind./m² WH bis 247 Ind./m² FG ist keine eindeutige saisonale Dynamik in der Populationsdichte festzustellen (Abb. III-2). Eine Ausnahme bildet die Situation nach dem extremen Augusthochwasser an der Stelle WH, nachdem dort ein deutlicher Abfall der Oligochaeten- und Chironomidenlarven Abundanzen festgestellt wurde (Abb. III-2; Tab. III-1). Es bleibt offen, ob dieser Abfall auf eine hohe „Verdünnung" mit anorganischen Sedimenten zurückzuführen ist und/oder ob darin ein Hinweis auf eine Schädigung der benthischen Lebensgemeinschaften durch die extreme Sedimentationsfracht (bis zu 69.943 g/m²/Tag) gesehen werden kann.

4.2 Autochthone Nahrungsversorgung

Als Hauptnahrungsquelle der Benthosorganismen an der zuflussfernen Entnahmestelle wurde das autochthone organische Material identifiziert (Abb. III-5,6). Die Isotopen-Werte der *Micropsectra* sp. und Oligochaeten liegen im Bereiche des autochthonen organischen Materials POM, wie sie auch in anderen Arbeiten für Seewasser (-35 bis -19 ‰; Fry 1991, Gu *et al.* 1994, Jones *et al.* 1998, Grey & Jones 1999, Bastviken *et al.* 2003, Straile & Voss, unveröffentlichte Daten) oder aus Seesedimenten (-31 bis -25 ‰; Meili *et al.* 1996, Grey *et al.* 2000, Kiyashko *et al.* 2001) beschrieben wurden.

In der qualitativen und quantitativen Entwicklung der Algenbiomasse erwies sich das Jahr 2005 trotz des extremen Hochwassers im August als „normales" Seejahr (Kümmerlin & Bürgi 1989), siehe Kapitel II, (Abb. II-6,16). Eine Saisonalität der δ^{13}C-Gehalte bei benthischen Tieren war trotz deutlicher saisonaler Tendenzen im sedimentierenden Material nicht erkennbar. Einige Studien zeigen, dass eine diagenetische Änderung der Kohlenstoff-Isotopen zusammensetzung des sPOM bis 1 - 2 ‰ möglich ist (siehe Kapitel II). Möglicherweise gibt es deshalb nur eine geringe zeitliche Variabilität der Organismen.

Die δ^{13}C-Werte der Makrozoobenthos an der Stelle FG entsprachen weitgehend denen der Sinkstoffe (Abb. III-7B). Das deutet darauf hin, dass dort die organische Sedimentation das ganze Jahr über mit einem hohen Anteil aus der autochthonen Produktion einen dominanten Teil der Nahrungsversorgung darstellt. Somit stellt das Futter mit hoher Wahrscheinlichkeit ein über ein Jahr (oder mehr) zeitlich verschmiertes Integral dar.

4.2.1 Taxaspezifissche Isotopensignaturen der Chironomiden an der Probestelle mit autochthoner Nahrungszufuhr

Die untersuchten Chironomidentaxa leben unter ähnlichen Umweltbedingungen, haben jedoch unterschiedliche δ^{13}C-Werte. Die δ^{13}C-Werte der Chironomiden *Paracladopelma* sp. (-35,10 ± 0,92) unterscheiden sich signifikant von den δ^{13}C Werten der *Micropsectra* sp. (-30,40 ± 0,77 ‰) und *Macropelopia* sp. (-30,97 ± 0,28) (Abb. III-4). Dies deutet darauf hin, dass *Paracladepelma* sp. sich entweder in ihrem Nahrungsspektrum, Physiologie oder Morphologie von den anderen beiden Taxa unterscheidet, dass dies die Isotopenverhältnisse beeinflusst.

Chironomiden sind in der Mehrzahl Generalisten (Berg 1995). Jedoch wurden für die drei in unserer Studie untersuchten Larven unterschiedliche Ernährungsweisen beschrieben. Während *Microspectra* sp. als Herbivor/detritivor angesehen werden kann (Merrit & Cummins 1996, Devies & Jackson 2006, Stagliano 2006), wurden bei den Chironomiden *Macropelopia* sp. und

Paracladopelma sp. räuberische Ernährungsweisen beobachtet. Individuen der Subfamilie Tanypodinae werden von verschiedenen Autoren als Raubtiere beschrieben (Armitage *et al.* 1995, Berg 1995, Oliveira *et al.* 2003), wobei *Paracladopelma* sp. ausschließlich von Ashe *et al.* (1987) dieser Gruppe zugeordnet wird. Auβerdem konnten Doi *et al*. (2006) zeigen, dass „Deposit-Feeder" Nahrung selektieren können, zudem beschreibt Berg (1995) für die Spezies der Subfamilie Chironominae, Tribus Chironomini, wie *Paracladopelma* sp, ein selektives Nahrungsverhalten. Daneben heben Vuorio *et al.* (2006) hervor, dass die Chironomiden unterschiedliche Fraktionen von Phytoplankton-Detritus aufnehmen können, was eine Erklärung für die unterschiedlichen Isotopensignale sein könnte. Der $PO^{13}C$ aus Binnengewässern kann Werte von -34,4 bis -5,9 ‰ aufweisen. Es kann angenommen werden, daß diese Unterschiede im Ernährungsverhalten die Haupsächliche Ursache für die Differenzen der $\delta^{13}C$-Werte sind. Unterschiede im Isotopensignal von Chrionomiden wurden mittlerweile von veschiedenen Autoren (Kiyashko *et al.* 2001, Grey *et al.* 2004a, Jones & Grey 2004, Kohzu *et al.* 2004, Kelly *et al*. 2004, Jones *et al.* 2008) beobachtet und auf unterschiedliche Nahrung zurückgeführt.

Derzeit stehen nur wenige Informationen über die ökophysiolgischen Anpassungen der einzelnen Arten der Chironomidenlarven (Subfamilien Tanypodinae und Chironominae) zur Verfügung. Bisherige Studien haben gezeigt, daß Puppen der Subfamilie Tanypodinae physiologische und morphologische Unterschiede zu denen der Chironominae-Subfamilien aufweisen (Marziali *et al.* 2006). Die Chironomiden der Tribu Tanytarsini, wie *Micropsectra* sp, können in nährstoffarmen sauerstoffreichen Seen überwiegen, während Chironomini-Tribu, wie *Paracladopelma* sp.; vorwiegend unter eutrophen Bedingungen gefunden wurden (Brundin 1974, Wiederholm 1980). Aufgrund der vorstehend gemachten Beobachtungen kann man vorschlagen, daß die Unterschiedlichen Isotopensignale auch mit der physiologischen Anpassung an verschiedene Sauerstoffkonzentrationen in Beziehung stehen.

4.3 Allochthone Nahrungsversorgung

4.3.1 Bakterielles Methan am Bodensee

Organischer Kohlenstoff, der sich auf der Sedimentoberfläche des Sees absetzt wird entweder von heterotrophen Mikroorganismen zu CO_2 oder CH_4 umgewandelt, oder für geologische Zeiträume in Sedimenten eingeschlossen. Diese Prozesse werden sowohl von der Zeitdauer, die der abgelagerte Kohlenstoff (OCBE) dem Sauerstoff ausgesetzt ist als auch durch die Herkunft des organischen Materials beeinflusst. Während autochthones organisches Material in der Regel rasch mineralisiert wird, verbleibt allochthones organisches Material zum grösseren Teil als unmineralisierter organischer Kohlenstoff im Sediment und kann sich dort anreichern (Sobek *et al*. 2009).

Für anoxische Sedimente in Süßwasser-Umgebungen ist die Bildung von biogenem Methan in der frühen Diagenese kennzeichnend (Woltemate *et al.* 1984). Mikrobielle Methanproduktion und - Oxydation sind wichtige Faktoren im Mineralisierungsprozess von organischem Material. Mikroorganismen kontrollieren den Sedimentationszyklus des Methans, der bei der Emission von Treibhausgasen eine wichtige Rolle spielt. Rezente Untersuchungen (Bastviken *et al.* 2004, Eller *et al.* 2005) haben gezeigt, daß Seen weltweit zwischen 6 und 16% des natürlich entstehenden Methans emittieren.

In den vergangenen 15 Jahren wurden auch am Bodensee mehrere Studien über Methan durchgeführt. Die ersten Studien waren auf die Prozesse der Methanproduktion und - oxidation im Seesediment (Frenzel 1990, Frenzel *et al.* 1990) und die Methandynamik im Wasserkörper (Schmidt & Conrad 1993, Schulz *et al.* 2001) fokussiert. Es wurde weiterhin in einer Vielzahl von Studien die Methandynamik im Litoralbereich untersucht (Thebrath *et al.* 1993, Bussmann *et al.* 2004, 2005). Während die bisherigen Untersuchungen die Eignung des Bodensees als Modell für die Methandynamik hervorgehoben haben, wurden über den Einfluss der Methanproduktion auf die benthischen Lebensgemeinschaften im See bislang keine Studien durchgeführt. Mit Hilfe der Stabilen Isotope konnten wir wichtige Hinweise für die Bedeutung der methan-oxidierenden Bakterien als Kohlenstoffquelle für Benthosorganismen gewinnen.

Schulz *et al.* (2001) haben am Bodensee δ^{13}C-Signaturen von -65 bis -55 ‰ in der epilimnischen Wassersäule gemessen und damit den biogenen Ursprung des Methans belegt (Woltemate *et al.* 1984, Whiticar 1999). Die Kohlenstoffisotop-Fraktionierung von methanogenen Archaea ist sehr ausgeprägt und führt zu einer stark abgereicherten Signatur des produzierten Methans, mit δ^{13}C die auf Werte von -110 bis -50 ‰ absinken kann (Whiticar 1999, Conrad 2005). Genau betrachtet gibt es dabei zwei verschiedene Pfade der Methanproduktion, die in unterschiedlichen δ^{13}C -Werten erkennbar sind: Während Werte von -110 bis -80 ‰ eine hydrogenotrophe Methanogese, d.h. Reduktion von Kohlendioxid durch Wasserstoff anzeigen, liegen bei einer acetogen Methanogese bzw. Acetat-Fermentation die Werte zwischen -60 und -50 ‰.

Nach den oben beschriebenen zwei Pfaden der Methanproduktion unterstreichen die Messungen von Schulz *et al.* (2001) die Bedeutung der bakteriellen Decarboxylierung von Acetat (acetogenischen Methanogese) als eine der wichtigsten Quellen für biogenes Methan im Bodensee. Nach Whiticar (1999) und Conrad (2005) ist die acetogene Methanogese für ungefähr 70 % der Methanogenese in Süßwassergewässern verantwortlich ist Demgegenüber wurden im polymiktischen Holzsee und dem dimiktischen Großen Binnensee aus Norddeutschland die Dominanz der hydrogenotrophen Methanogenese festgestellt (Eller *et al.* 2005).

4.3.2 δ^{13}C Signaturen aus *Micropsectra* sp. als Indikator für MOB-Verwertung

Micropsectra sp. (Diptera: Chironomidae; Kieffer 1909) ist in unserer Untersuchung die vorherrschende Gattung, die wir im Profundal des Bodensees gefunden haben. An der Stelle (WH) war sie sogar zu 100% dominant (Abb. III-2). Diese Gattung wurde zusammen mit den Gattungen *Ablabesmyia* sp. und *Tanytarsus* sp. als typischer Bewohner oligotropher Seen mit hoher Empfindlichkeit für Sauerstoffdefizite beschrieben (Thienemann 1954, Hamburger *et al.* 2000). Später hat Ilyashuk *et al.* (2006) die Arten *Paratanytarsus penicillatus, Heterotrissocladius marcidus* und die Gattung *Stictochironomus* sp. als wichtige Chironomidenlarven in oligotrophen Seen beschrieben. Die Larven von *Micropsectra* sp. sind stenöke Organismen und wurden deswegen als Bioindikatoren für die Wasserqualität verwendet (Stur & Ekrem 2006).

Microspectra sp. sind "Deposit Feeder"(Merritt & Cummins 1996, Devies & Jackson, Stagliano 2006), die ihre Nahrung selektiv aufnehmen können (Doi *et al.* 2006). Es wird häufig angenommen, dass die Chironomidenlarven direkt Detritus als Nahrung verwerten (Merrit *et al.* 1984, Berg 1995, Nessimian & Sanseverino 1998, Oliveira *et al.* 2003). Nach Oliveira (2003) ernähren sich die Larven der Subfamilie Chironominae bis zu 60% vom Detritus, der eine maximale Größe von < 1 mm haben kann; bekannt ist jedoch auch, dass Bakterien, die den Detritus besiedeln, ebenfalls oder sogar vorrangig zur Nahrung der Chironomidenlarven beitragen. (Goedkoop & Johnson 1992, Wouter *et al.* 1996, Kajan & Frenzel 1999). Methan oxidierende Bakterien (MOB) konnten in den Gespinströhren der Chironomidenlarven gefunden werden. Fluoreszenzmikroskopische in situ Hybridisations-Analysen (FISH-Technik) ergaben den direkten Beweis, dass MOB von Chironomidenlarven gefressen wurden (Eller *et al.* 2005).

Die Anwesenheit von Methan Oxidierenden Bakterien wird durch die festgestellten leichten (-40,08‰) δ^{13}C-Signaturen der Chironomiden *Micropsectra* sp. gestützt (Abb.III-5). Diese fallen in den Bereich der Isotopensignaturen von MOB (> -35 ‰; Goedkoop & Johnson 1992, 1997, 2006, Grey *et al*. 2004b, Jones & Grey 2004, Kelly *et al.* 2004, Kohzu *et al.* 2004, Deines *et al.* 2007, Eller *et al.* 2005, 2007, Jones *et al.* 2008,). Laboruntersuchungen mit δ^{13}C-Methan bestätigten die larvale Assimilation des Kohlenstoffs aus MOB (Deines *et al.* 2007).

Es kann angenommen werden, dass eine reiche Diät von Methan oxidierenden Bakterien (MOB) eine deutliche Erniedrigung der δ^{13}C-Werte von Chironomidenlarven bewirken kann (Bunn & Boon 1993, Goedkoop *et al.* 1997, Bastviken *et al*. 2003, Kiyashko *et al.* 2001, 2004, Grey *et al*. 2004b, Jones & Grey 2004, Kelly *et al.* 2004, Eller *et al*. 2005, Deines *et al*. 2007). Die Fraktionierung der δ^{13}C-Werte bei methanoxydierenden Bakterien (MOB) kann möglicherweise auf taxonomische Faktoren zurückzuführen sein. In-Vitro Untersuchungen mit aeroben methanoxydierenden Bakterien (MOB-II) zeigten keinerlei Fraktionierung der δ^{13}C-Werte. An

(MOB-I) wurde beobachtet, daß deren Biomarker-Lipide in $\delta^{13}C$ im Vergleich zum Substrat von -13 bis -30 ‰ abgeschwächt waren. (Summons *et al.* 1994, Jahnke *et al.* 1995, 1999). Die MOB-I benutzen für die Kohlenstoffassimilation aus Formaldehyd den Weg über Ribulose Monophosphat (RUMP-Pathway). Die Biosyntheseschritte welche zu pentazyklischen Triterpenoiden und Sterolen in methanothrophen Organismen führen, beeinflussen auch die Isotopenzusammensetzung ihrer Lipide (Summons *et al*. 1994).

Bakterien spielen eine wichtige Rolle in der Nahrung vieler Seebewohner und detritivorer Makroinvertebraten (Goedkoop *et al.* 1997, Kiyahko *et al.* 2001, Grey *et al*. 2004b, Jones & Grey 2004, Kelly *et al.* 2004). Es darf angenommen werden, dass an profundalen Stellen mit einer starken Zufuhr von allochthonem Flusssestоn, diese zusätzliche Zufuhr von organischem Material auch eine erhöhte biogene Methanproduktion bewirkt. Im Vergleich zu autochthonem Kohlenstoff wird eine größere Menge von allochthonem Kohlenstoff im Sediment eingeschlossen weil dieser einen höheren Anteil relativ resistenter Bestandteile (z.B. langkettige Aliphate, Lignine und Humusbestandteile, Zehnder & Svesson (1986) gegenüber anaerober Oxydation besitzt.

Die biogene Methanproduktion und die Methoanoxidation durch methanotrophe Bakterien bilden eine wichtige Komponente für den Kohlenstoffkreislauf im anoxischen Teil und an der Sauerstoff- Grenzschicht der Wassersäule bzw. des Sedimentes (Bussmann 2005). Die für diese Prozesse notwendigen Randbedingungen sind Wechsel von anaerobem und aerobem Stoffwechsel des sedimentiertem organischen Kohlenstoffs, wie es in Seesedimenten räumlich eng benachbart stattfinden kann.

Analysen von Indikator-Phospholipiden haben bestätigt, dass MOB an profundalen Stellen von geschichteten Seen hohe Abundanzen erreichen können (Sundh *et al.* 2005). Eine hohe Methanogenenese kann auch an der Stelle WH vermutet werden, da ein hoher Anteil von organischem Material POC [0,19 g/m²/Tag] (siehe Kap.II: Abb. II-5; Tab. II-2) und erhöhte mikrobielle Aktivitäten , wie z.B. ^{14}C-Leucin-Inkroporation als Maß für Proteinsynthese und ^{14}C-Glukose Respiration als Maß für Atmungsintensität im Sediment (Abb. III-11) festgestellt wurden. Gleichwohl zeigen die mikrobiellen Lebensgemeinschaften an der Stelle WH deutlich geringere Abundanzen im Vergleich zur autochthonen Stelle (FG) (Abb. III-10). Zu erklären wäre dies mit hoher Verdünnung durch mineralische Sedimentation und durch erheblichen Fraßdruck durch die dort festgestellten hohen Abundanzen von Nematoden (IGKB 2009) und Oligochaeten (Abb. III-2). Aus diesem Grund kann sich die gesteigerte Bakterienproduktion nicht in hohen Bakterien-Abundanzen niederschlagen.

Die daraus abzuleitende Annahme einer intensiveren mikrobiellen Stoffumsetzung an Stelle WH wird auch durch die mit Mikroelektroden erhobenen Sedimentprofile für Sauerstoffgehalte und Redox-Spannungen unterstützt. Beide Parameter zeigten deutlich steilere Tiefengradienten an

der allochthonen Stelle WH (Abb. III-12). In dieser Station wurde auch eine niedrige Sauerstoffpenetration im Sediment [2 ± 0,3 mm] gemessen, wobei eine moderate CO_2-Diffusion [36±14 g C m^{-2} J^{-1}] und eine hohe Methandiffusion [46± 28 g C m^{-2} J^{-1}] festgestellt werden konnten (Sobek *et al.* 2009).

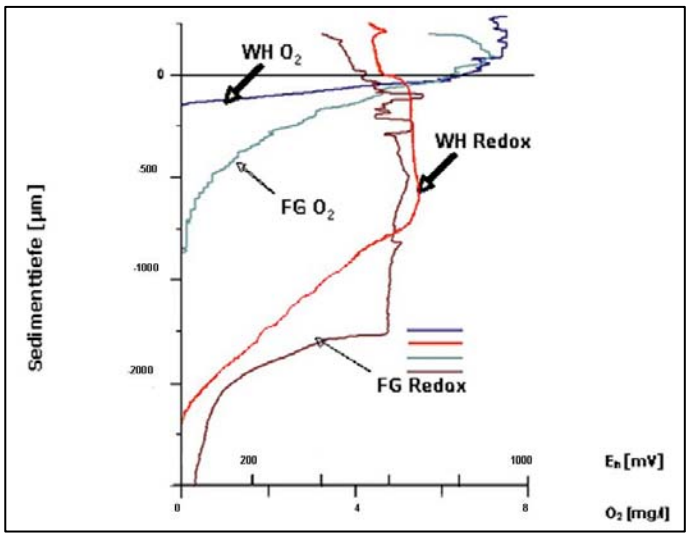


Abbildung III-12: Mikroprofile (Redoxspannung mV) und Sauerstoffgehalte (mg/l) an den Stellen FG (autochthon) und WH (allochthon). (IGKB 2009).

Diese Befunde sind klare Hinweise auf erhöhte Sauerstoffverbrauchsraten und Methan-Produktion an Stellen mit erhöhter Ablagerung allochthonen Materials. Sie lassen somit den Schluss zu, dass auch ein beträchtlicher Teil des allochthon sedimentierenden POC biologisch verfügbar und nicht – wie häufig angenommen – eher refraktärer Natur ist (McKnight & Aiken 1998).

Vorangehende Studien an Finnischen Seen und in Norddeutschland berichteten ebenfalls über leichte δ^{13}C-Isotopen Signaturen von Chironomiden-Larven, die sich von MOB ernährt haben. Die Werte waren in jeder Studie leichter als die des Phytoplanktons. Bun & Boon (1993) haben in den flachen australischen Billabongs die δ^{13}C-Werte von Larven der Subfamilie Chironominae gemessen. Sie zeigten Werte von -38 ‰, wobei Werte von -30 bis -25 für POM gemessen wurden. Kiyashko *et al.* (2001) hatten für einzelne *Stictochrironomus* sp. in der profundalen Zone des Biwasees Werte von -64 bis -34 ‰ gemessen in der POM nicht unterhalb -30‰ lag. Grey (2002) berichtete Werte von - 41 ‰ für *Sergentia* sp. von Loch Ness und -53 für *Chironomus* sp. vom Esthwaite Wasser, wieder weit unterhalb der jeweiligen Werte von POM. Die Chironomiden Arten *Chironomus anthracinus* und *C. plumosus* an profundalen Stellen von den zwei eutrophen Seen Esthwaite See und Wyresdele See zeigten bei Kelly *et al* (2004). leichte Signaturen mit δ^{13}C Werten von -54 bis -32 ‰. Zusammen mit Larven von *Chironomus*

anthracinus und *C. plumosus* zeigt die Larve *C. tenuistylus* eine starke Erniedrigung der $\delta^{13}C$ im Vergleich zu Werten von autochthon produziertem organischem Material (Jones *et al.* 2008).

Micropsectra sp. im Bodensee zeigt ähnliche $\delta^{13}C$-Werte wie *Chiromonus anthracinus* (Kelly *et al*. 2004) und *Chiromonus tenuistylus* (Jones & Grey 2004) in Finnischen Seen und auch wie *Stictochrironomus* sp. aus dem oligo- bis mesotrophen Biwa See (Japan). Die Werte sind aber schwerer als die von *Chironomus plumosus* (Kelly *et al.* 2004).

4.4 Nahrungsversorgung von Oligochaeten.

Die $\delta^{13}C$-Werte der Oligochaeten aus den Probenahmeorten WH (-33,24 ‰) und FG (-30,19 ‰) sind leicht unterschiedlich (Abb. III-6). Diese Unterschiede zwischen den Probestellen könnten einerseits durch eine bevorzugte Verwertung von organischen Substanzen aus autochthoner Produktion an beiden Probestellen zustande kommen. Die Ergebnisse können andererseits aber auch durch eine Mischung aus allochthon oder autochthon zugeführtem POM und MOB an der Stelle WH erklärt werden. Auf diesem indirekten Weg über eine Misch-Ernährung von methanoxidierenden Bakterien kann auch die Zufuhr allochthonen „schweren" Kohlenstoffs bei den Oligochaeten zu „leichteren" Signaturen führen. Dafür würde auch die im Vergleich zu Chironomidenlarven vermutlich unselektivere Ernährung der Oligochaeten sprechen (siehe nächster Abschnitt). Leider sind Ernährungs-Studien von Oligochaeten bislang sehr rar.

4.5 Unterschiede der Nahrung von Chironomidenlarve und Oligochaeten am gleichen Untersuchungsort

Die $\delta^{13}C$ Signaturen von *Micropsectra* sp. waren 7 ‰ leichter als die der Oligochaeten (-33,24 ‰) an der Stelle WH (Abb. III-7A). Dieser Umstand kann nur mit unterschiedlicher Diät erklärt werden. In diesem Sinne würden die Befunde dafür sprechen, dass sich die Chironomidenlarven fast ausschließlich von methan oxidierenden Bakterien ernähren, während die Aufnahme von MOB bei den Oligochaeten eventuell nur gering ist.

Eine mögliche Erklärung liegt in der unterschiedlichen Bauweise von Grabröhren durch die Benthos-Organismen: *Micropsectra* sp. ist bekannt für den Bau von vertikalen oder U-förmigen Röhren. Durch Bioperturbation oder Bioirrigation des Seebodens (Granéli 1979, Jörgensen & Revsbech 1985, Frenzel 1990, Svenson & Leonarddson 1996) wird Sauerstoff und somit eine oxische-anoxische Grenzschicht in die Röhre eingebracht. Diese Grenzschicht schafft gute Umweltbedingungen für bakterielle Aktivitäten (Goedkoop *et al*. 1997), insbesondere für die Methanoxidation/-Reduktion (Frenzel *et al.* 1990). Damit werden auch Voraussetzungen für die

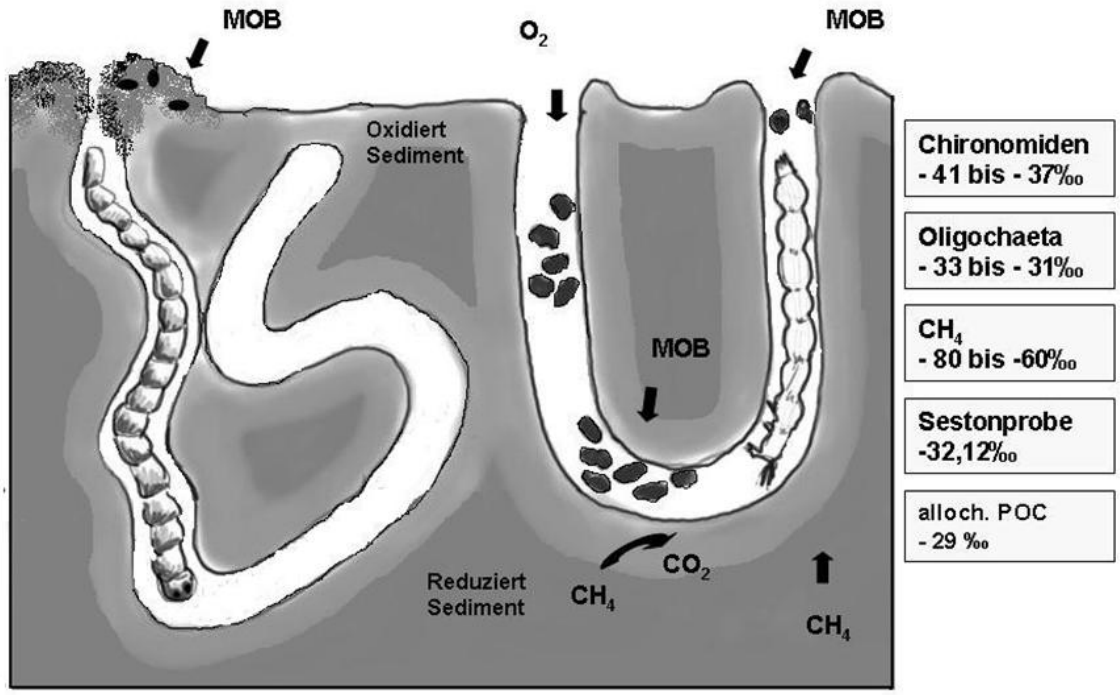


Abbildung III-13: Scheme von $\delta^{13}C$ Signaturen aus Oligochaeten und Chironomiden der Untersuchungsgebiet (WH).

Produktion einer hohen Biomasse von MOB geschaffen, die von Chironomidenlarven als Nahrung aufgenommen werden kann. Dagegen bauen die Oligochaeten eine andere Art von Röhre, bei der kein Wasser durch das Sediment gepumpt wird, da die Tiere von unten fressen und oben die Fäkalien ausscheiden. Damit sind die Voraussetzungen weniger gut für Methan-Oxidoreduktion.

Ein vergleichbarer Vorgang der Bioperturbation von Chironomidenlarven wurde erstmals von Kajan & Frenzel (1999) auf Reisfeldern gezeigt. Später hat Deines (2007) ebenfalls eine Bioperturbation von *Chironomus plumosus* im Seesediment des Großen Binnensees und dem Holzsee nachgewiesen. In gewissem Maße kann die Sauerstoffkonzentration im Sediment auch von den zyklischen Bewegungen der Larven beeinflusst werden. So konnte Frenzel (1990) für Chironomidenlarven der Gattung *Micropsectra* sp. zeigen, dass sie alle 20 bis 40 Minuten für zehn bis 20 Minuten ihr Gehäuse bewässerten. Die Sauerstoffkonzentrationen vor dem Gehäuse zeigten große Unterschiede, wobei das herausströmende Wasser niedrigere Konzentrationen als das Einströmende aufwies.

4.6 Stabile Isotopen δ^{15} N

Die $\delta^{15}N$-Werte der Chironomidenlarven und Oligochaeten von WH und FG waren signifikant unterschiedlich (Abb. III-5,6). Unterschiedliche $\delta^{15}N$-Werte zwischen Organismen aus

unterschiedlichen Stellen oder unterschiedlichen Seen sind normalerweise durch Unterschiede in der Herkunft der Stickstoff- Quelle verursacht (Cabana & Rasmussen 1996, Kelly *et al.* 2004), jedoch wurden am Bodensee keine bedeutenden $\delta^{15}N$ Schwankungen der Sinkstoffe zwischen beiden Standorten beobachtet (siehe Kap.II). Die Unterschiede können ebenfalls durch die unterschiedliche Nahrungs-Verwertung von MOB verursacht worden sein. Es wurde gezeigt, dass die Verwertung methanotropher Bakterien in der Ernährung von Chironomidenlarven zu einer entsprechenden Erniedrigung der $\delta^{13}C$-und der $\delta^{15}N$-Werte führen kann (Kiyashko *et al.* 2001, Jones & Grey 2004, Goedkoop *et al*. 2006). Am Biwasee weissen Larven der Gattung *Stictochironomus* sp. die sich von MOB ernährt haben, niedrige $\delta^{15}N$-Werte auf (-1,3 to 7,2 ‰), (Kiyashko *et al*. 2001). Das könnte eine Erklärung dafür sein, dass das Makrozoobenthos an der Stelle mit höherer Zufuhr an organischem Material und deshalb höherer Methanproduktion leichtere $\delta^{15}N$-Werte aufweist als das Makrozoobenthos an der Probestelle mit geringeren methanogenen Aktivitäten.

Atmosphärische Sedimentation von Ammonium und Nitrat scheint von großer Bedeutung bei der Bestimmung der $\delta^{15}N$ Ebenen in den Einzugsgebieten der Flüsse (Merriam *et al.* 2002) und südlichen Alpenseen zu sein (Jones & Grey 2004). Die MOB assimilieren in der Regel $\delta^{15}NH_4$ Ammonium-Stickstoff (Kiyashko *et al.* 2001). Es gibt Anzeichen dafür, dass eine mikrobielle Aufnahme von Ammonium zu einer Fraktionierung von -20 bis -10 ‰ von $\delta^{15}N$ führen kann (Macko *et al.* 1987, Macko & Ostrom 1994). Jones & Grey (2004) nahmen an, dass die MOB den $\delta^{15}NH_4$. benutzen, der von der Larve in ihrer Röhre ausgeschieden wird. Damit kommt es zu einer Diskrimination des schweren N-Isotops.

Demgegenüber zeigen die benthischen Organismen *Micropsectra* sp. und Oligochaeta an der Stelle FG mit dominant autochthoner Kohlenstoffzufuhr sehr schwere $\delta^{15}N$- Werte bzw. von 13,89 ‰ bzw. 13,71 ‰ (Abb. III-5,6). Denkbar wäre eine physiologische Umstellung der Tiere unter Stress-Bedingungen, was zu einer noch stärkeren Anreicherung der $\delta^{15}N$ in ihrem Körpergewebe führen könnte (Ambroses & DeNiro 1987, Fry 2006). Dies kann sowohl mit einer Mobilisierung und Neuverteilung von Proteinen als auch mit einer Veränderung der Aminosäuren-Zusammensetzung im Gewebe erklärt werden (Hobson & Clark 1992, Kempster *et al*. 2007). Enzymatische und physiologische Prozesse diskriminieren zwischen Isotopen eines Elements (Voigt & Matt 2007). Die Fraktionierung von Stickstoff ist darauf zurückzuführen, dass das leichtere Isotop bei Assimilation- und Protein-Synthese, und bei der Ausscheidung von Stickstoff in Ammoniak, Harnstoff und Harnsäure bevorzugt wird (Gaebler *et al*. 1966, Ponsard & Averbuch 1999, Vanderklift & Ponsard 2003) und so das schwerere isotop ($\delta^{15}N$) im Organismus verbleibt (Gu *et al.* 1994, Gannes *et al.* 1997, Aberle *et al.* 2005).

Tiere unter Nahrungsstress zeigten eine Anreicherung von $\delta^{15}N$. Eine Verminderung des verfügbaren Nahrungsstickstoffs führt dazu, daß die Organismen zwangsläuifig die schwereren Isotope anreichern da die leichteren bevorzugt ausgeschieden werden (Adams & Sterner 2000, Vanderklift & Ponsard 2003). Bei Säugern (Voigt & Matt 2007), Vögeln (Hobson & Clark 1992, 1993, Cherel *et al.* 2005, Kempster *et al.* 2007, Williams *et al.* 2007) Fischen (Willianson & Volpe 2004) und Insekten (Oelbermann & Scheu 2002) konnten Veränderungen im Verteilungsverhältnis stabiler Isotope aufgrund von Nahrungsstress nachgewiesen werden (Caut *et al.* 2008). Zudem wurde bei Insektenlarven im Hypolimnion von Seen festgestellt, daß sie unter Sauerstoffmangel auch erhöhte ^{15}N [‰] Werte aufweisen können. Untersuchungen von Chironomidenlarven aus Lough Neagh ergaben, dass *Chironomus plumosus* bei Sauerstoffmangel auf anaeroben Stoffwechsel umschaltet und Glykogenspeicher für die Energieerzeugung verwendet (Kelly & Jones 2004), dabei werden Ethanol und Acetat ausgeschieden (Frank 1983). Diese Änderung des Stoffwechsels könnte sich auch auf die Isotopenzusammnesetzung der $\delta^{15}N$ auswirken. Es liegen bislang jedoch noch keine spezifischen Untersuchungen darüber vor, ob die beobachtete $\delta^{15}N$-Anreicherung der *Chironomus plumosus* tatsächlich im Zusammenhang mit dieser Umstellung des Energiestoffwechsels steht.

Am Biwasee wurden ebenfalls schwerere $\delta^{15}N$ Signaturen (11,9 ‰) bei Oligochaeten und Chironomidenlarven beobachtet, die sich von autochthonem Phytoplankton ernährt haben (Kiyashko *et al.* 2001). In diese Studie wurde jedoch die Ursache von dieser $\delta^{15}N$ Anreicherung nicht untersucht.

4. 6. 1 Trophisches benthisches Nahrungsnetz

Die $\delta^{15}N$ Werte von Sinkstoffen und der detritivoren Konsumenten (Oligochaeten und Chironomidenlarven) haben an der Stelle WH Unterschiede zwischen 2,22 ‰ und 3,53 ‰ gezeigt (Abb. III-8, Tab. III-4). Ein $\delta^{15}N$-Wert von ca. 4 ‰ wurde in meheren Studien für Benthos beobachtet (Vanderklift & Ponsard 2003). Einige Studien berichten eine $\delta^{15}N$ Fraktionierung bei unterschiedlicher Ernährung von benthischen Konsumenten, die je nach Diät von 0,7 bis 2,7 ‰ variieren kann (Zah & Uehlinger 2001, Goedkoop *et al.* 2006). Auch wurde von Vanderklift & Ponsard (2003) über eine noch niedrigere Fraktionierung (0,53 ‰) zwischen Primärproduzenten und den detritivoren Konsumenten berichtet.

Die Differenz der $\delta^{15}N$ Werte zwischen der Nahrung bzw. den Sinkstoffen und deren detrivoren Konsumenten ist an der Stelle mit autochthonem Einfluss (FG) höher als sie von De Niro & Epstein (1981), Wada *et al.* (1987), Kling & O`Brien (1992), Cabana & Rasmussen (1996) und von Goedkoop *et al.* (2006) berichtet wurde. Die Ursachen für diesen große Unterschied von

8,27 ‰ und 8,35 ‰ zwischen dem Makrozoobenthos und seiner Nahrung bleiben bislang noch unklar. Die mikrobiellen Aktivitäten können somit Unterschiede in der Isotopen Zusammensetzung verursachen, die die trophische Zuordnung benthischer Organismen erschweren. Der δ^{15}N-Wert ist daher für solche Studien zwar ein gutes Werkzeug, um die Ergebnisse von δ^{13}C hinsichtlich der Interpretation der Nahrungsquellen zu unterstützen, er aber eignet sich weniger gut, um die Struktur des bentischen Nahrungnetzes zu beschreiben.

4.7 Zusammenfassung

Insgesamt sprechen die Isotopen-Werte der benthischen Organismen dafür, dass die Nahrungsversorgung über zwei unterschiedlichen Quellen erfolgt, die eindeutig distinkte Isotopensignaturen aufweisen. An der zuflussfernen Entnahmestelle (FG) wurde das autochthone organische Material (POM) als Wichtige Nahrung für die Benthosorganismen festgestellt. Die δ^{13}C-Werte der Makrozoobenthos an diser Stelle entsprachen weitgehend denen der Sinkstoffe. Das deutet darauf hin, dass dort die organische Sedimentation das ganze Jahr über mit einem hohen Anteil aus der autochthonen Produktion einen dominanten Teil der Nahrungsversorgung darstellt. Demgegenüber sprechen die Befunde an der „allochthonen" Stelle (WH) für einen dort deutlich erhöhten Anteil allochthoner Nahrungsquellen. Diese werden allerdings teilweise erst indirekt über Methanogesese und bakterielle Methanoxidiation als Nahrungsquelle für das Makrobenthos verfügbar. Darauf deuten vor allem die festgestellten leichten (-40,08‰) δ^{13}C-Signaturen der Chironomiden *Micropsectra* sp. die auf einen hohen Anteil von Methan oxidierender Bakterien (MOB) hinweisen. Auch die Messungen der δ^{15}N-Werte in Chironomidenlarven und Oligochaeten an der Stelle WH weisen darauf hin, daß die Nahrungsverwertung von MOB zu einer entsprechenden Erniedrigung der δ^{13}C- und der δ^{15}N-Werte führen kann. Deswegen weist das Makrozoobenthos an diser Station leichtere δ^{15}N-Signaturen auf als das Makrozoobenthos an der Entnahmestelle FG mit geringen methanogenen Aktivitäten.

Zusätzlich ergaben die Befunde klare Hinweise auf erhöhte Sauerstoffverbrauchsraten und Methan-Produktion an Stellen mit erhöhter Ablagerung allochthonen Materials. Sie lassen somit insgesamt den Schluss zu, dass auch ein beträchtlicher Teil des allochthon sedimentierenden POC biologisch verfügbar und nicht – wie häufig angenommen – eher refraktärer Natur ist (McKnight & Aiken 1998).

Kapitel IV

Energiequellen und Nahrungsnetzstruktur der Litoral-Lebensgemeinschaft des Bodensees – Eine Analyse basierend auf stabilen Isotopen ($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$)



Gammarus roeseli aus dem Litoral des Bodensees

1 Einleitung

Das Litoral ist definiert als der Bereich des Seebodens, der noch genug Licht erhält für eine positive Photosynthese-Respirationsbilanz. Im Bodensee geht dieser Bereich von der Uferbank bis zur oberen Haldenkante und wird landseitig durch die mittlere Hochwasserlinie (395,45 m ü. NN) sowie seeseitig durch die 10m-Tiefenlinie begrenzt (Wittkugel 1997). Die Flachwasserzonen von Seen werden häufig durch das Vorhandensein von makroskopischen benthischen Pflanzen (Wetzel 2001) definiert. Diese Pflanzen bilden einen dreidimensionalen Lebensraum für verschiedene Organismen während ihres ganzen Lebenzyklus oder auch für bestimmte Phasen (James *et al.* 2000). Fische, Krebstiere, Insekten, Insektenlarven und Zooplankter finden Schutz und Nahrung zwischen den Makrophyten in den Flachwasserzonen.

Flachwasserzonen in Fluβmündungsbereichen stellen einen für den Bodensee besonders relevanten Litoraltyp dar, da sie vor allem im Uferbereich des östlichen und nördlichen Obersee groβe Litoralflächen umfassen. Die Flachwasserbereiche sind als Grenzzonen Land-Wasser und Wasser-Sediment Orte mit besonderer Heterogenität und intensiven Wechselwirkungen zwischen biotischen und abiotischen Strukturen (Kahkah 2001). Aufgrund erhöhter Abundanzen der verschiedenen Taxa sowie der physikalisch-chemischen Randbedingungen (Licht, Durchmischung, Nährstoffverfügbarkeit) weist das Litoral im Vergleich zum Freiwasser einen erhöhten Stoffumsatz auf (Güde *et al.* 2004). Da Fluβwasser in der Regel auch im Vergleich zum Seewasser erhöhte Konzentrationen von Wasserinhaltsstoffen aufweist, sind Fluβmündungbereiche auch der Ort konzentrierter Einträge von Feststoffen und gelöster Substanzen mit entsprechend ausgeprägten zeitlichen und räumlichen Konzentrations-Gradienten. Solche Einträge haben somit sicherlich eine hohe Bedeutung für lokale Prozesse, darüberhinaus aber vermutlich auch für den gesamten See. Litoralgebiete weisen pro Quadratmeter eine größere Zufuhr von organischem Material auf, als dies bei profundalen benthischen Zonen der Fall ist. Dieser Unterschied steht im Zusammenhang mit den Einträgen von Primärproduzenten wie Makrophyten und Phytobenthen, aber auch von allochthonem Material (Wetzel 2001). Jedoch sind die Gehalte an organischem Kohlenstoff in litoralen Sedimenten des Bodensees in der Regel nicht grösser, sondern oft kleiner als in profundalen Sedimenten. Dies ist auf erhöhte Abbauleistung im Litoral im Vergleich zu den profundalen Sedimenten zurückführen (Sala & Güde 2006).

Flussmündungen sind ein prägendes Verbindungsglied zwischen Land und See. Am Bodensee ist nach dem Alpenrhein, der Bregenzer Ach und der Argen, die Schussen der viertgröβte natürliche Zufluss. Die Schussen ist vor allem durch ihre hohen Einträge von allochthonem Detritus charakterisiert (Güde *et al.* 2004, Witthöft-Mühlmann *et al.* 2005). Die breite Flachwasserzone der Schussenmündung stellt einen für den Bodensee besonders relevanten Litoraltyp dar, der in doppelter Hinsicht ein Ökoton ist, da er nicht nur wie die Litoralgebiete

insgesamt im Übergangsbereich Land-Wasser, sondern darüber hinaus durch den Übergang zwischen Fließgewässer und See charakterisiert ist (Kolasa & Zalewski 1995, Naiman & Décamps 1997, Witthöft-Mühlmann 2007). Das Schussenwasser enthält mit 7-10% Gehalt an partikulärem organischem Kohlenstoff den größten organischen Anteil unter den Bodenseezuflüssen, wohingegen der Durchschnitt nur bei rund 2% liegt (IGKB 1976, 1981, 2000). Somit ist die Schussen ein bedeutsamer potenzieller Nährstofflieferant für die Lebensgemeinschaft der benthischen und planktischen Flachwasserzone ihres Mündungsbereichs. 26 % des gelieferten partikulären organischen Kohlenstoffes erwiesen sich als leicht abbaubare Inhaltsstoffe, die wesentlich zur Nahrungsversorgung der heterotrophen Lebensgemeinschaften von Bakterien, Pilzen, Meiobenthos und Makrobenthos beitragen können (Kahkah 2001). Das Gewichtsverhältnis von Proteinen zu Kohlenhydraten liegt etwa bei etwa 2 zu 1 und ist somit ein zusätzlicher Indikator für die hohe und schnelle Verfügbarkeit der zugeführten organischen Materie als Nahrungsquelle (Bowen 1985).

Kohlenstoff- und Stickstoffisotope ($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$) werden in zunehmendem Maße verwendet, um Struktur und Wechselbeziehungen von Nahrungsnetzen zu untersuchen (Cabana & Rasmussen 1996, France 1996, Van der Zanden & Rasmussen 1999, Post *et al.* 2000). Die $\delta^{13}C$ Signatur ändert sich beim Transport durch das Nahrungsnetz kaum. Damit kann die Signatur Auskunft über die Herkunft der Kohlenstoffquelle geben, da verschiedene Primärproduzenten unterschiedliche isotopensignaturen aufweisen (Cabana & Rasmussen 1996). Mit Hilfe des stabilen Isotops $\delta^{13}C$ bietet sich die Möglichkeit, den Anteil von terrestrischen Primärproduzenten von dem litoral-benthischer und planktischer Primärproduzenten zu unterscheiden (Aitkenhead-Peterson *et al.* 2003, Bertilsson & Jones 2003). Aquatische C3- Pflanzen sind isotopisch schwerer als terrestrische C3-Pflanzen (28± 1 ‰; Peterson & Fry 1987 , Leventhal 2004) und zeichnen sich durch ein weites Spektrum an $\delta^{13}C$-Werten aus (France 1995). Dies ist möglicherweise auf die unterschiedliche CO_2-Diffusion in Wasser und Luft zurückzuführen. Der Diffusionwiderstand von Wasser ist viermal höher als der von Luft (France 1995). Innerhalb des Litorals lassen sich Unterschiede zwischen Primärproduzenten feststellen. Die litoralen Phytoplankter weisen niedrigere $\delta^{13}C$-Werte (POC=-32 ‰; France 1995) als litorale Primärproduzenten (benthische Algen, Epyphyten oder Makrophyten; -27±1,6 ‰; France 1995, Gu *et al.* 1994) auf. Vermutlich kommt dieser Unterschied durch eine bessere Verfügbarkeit von $^{12}CO_2$ für pelagische Primärproduzenten aufgrund ihres günstigeren Oberflächen/Volumen-Verhältnisses und einer erhöhten Turbulenz im Habitat zustande. Auf der anderen Seite weist der „ boundary layer" benthischer Algen eine erhöhte Resistenz gegenüber der Diffusion von $^{12}CO_2$ auf, welches für die benthische Photosynthese benötigt wird; dies verursacht eine Fraktionierung, durch die der Unterschied zwischen der Produktion benthischer Algen und der des Phytoplanktons offensichtlich wird (France 1995). Die Produktion benthischer Algen trägt wesentlich zur Primärproduktion in Litoralgebieten bei und ist gleichzeitig eine

wichtige Nahrungsquelle für kleine Herbivore wie z.B. Protisten, aber auch für Meio- und Makrofauna (Aberle *et al.* 2005, Peters *et al.* 2007).

Mit δ^{15}N wird das trophische Niveau der Organismen des Litorals im Nahrungsnetz angezeigt, da sich der δ^{15}N-Wert eines Konsumenten typischerweise in Bezug zu seiner Nahrung um 3- 4 ‰ anreichert. Organismen exkretieren bevorzugt das leichtere Stickstoffisotop und sind relativ zu ihrer Nahrung um δ^{15}N angereichert (Minagawa & Wada 1984). Es ist aber bislang sehr schwierig, die Position von benthischen Organismen im Nahrungsnetz anhand der δ^{15}N-Signatur eindeutig festzulegen. Die Anreicherung von δ^{15}N zwischen trophischen Ebenen ist wesentlich variabler ist als ursprünglich angenommen. Vanderklift & Ponsard (2003) wiesen darauf hin, dass die größten Schwankungen von δ^{15}N mit der Biochemie der Stickstoffexkretion und dem Ernährungszustand des Organismus zusammenhängen. Ammonotelische Organismen weisen eine niedrigere δ^{15}N-Anreicherung auf als urotelische oder uricotelische Lebewesen. Das δ^{15}N erhöht sich signifikant mit dem C:N-Verhältnis der Nahrung, was ein Hinweis darauf sein könnte, dass eine stickstoffarme Diät den gleichen Effekt hat wie die dokumentierte Situation bei Organismen, die einem gewissen Nahrungsstress ausgesetzt waren (Hobson *et al.* 1993, Adams & Sterner 2000). Ebenso bestehen Unterschiede zwischen den taxonomische Klassen; Mollusken und Krustentiere weisen eine niedrigere δ^{15}N-Anreicherung als Insekten, Fische, Vögel und Säugetiere auf (Vanderklift & Ponsard 2003). Dies kann damit zusammenhängen, daß solche Organismen vorwiegend Ammoniak ausscheiden, aber auch damit, dass viele dieser Tiere sich von Detritus ernähren. Einige aktuelle Untersuchungen berichten von einer δ^{15}N Fraktionierung bei unterschiedlicher Ernährung benthischer Konsumenten, die je nach Nahrungszusammensetzung von 0,7 bis 2,7 ‰ variieren kann (Zah & Uehlinger 2001, Goedkoop *et al.* 2006) wobei die maximalen Schwankungen unter den Herbivoren/Detrivoren beobachtet wurden (0,53 ‰; Vanderklift & Ponsard 2003). Es ist bekannt, daß Prozesse wie Mineralisierung, Nitrifizierung, Denitrifizierung und Assimilation die Isotopensignale von δ^{15}N-PIN nachhaltig beeinflussen können (Lehman *et al.* 2004).

Zur räumlichen Variabilität stabiler Isotope in Litoralbereichen liegen nur wenige Untersuchungen vor. Syväranta *et al.* (2006) beschreiben räumliche und zeitliche Schwankungen bei Isotopensignaturen des δ^{13}C und δ^{15}N aus POM, Zooplankton, Epiphyten, Makrophyten, Makroinvertebraten und Fischen des Finnischen Jyväskyla-Seengebietes. McKinney *et al.* (1999) konnten nachweisen, daß die räumliche Variabilität von δ^{15}N in Muscheln mit spezifischen Umweltsituationen assoziiert werden kann, wie z.B. der Einleitung von Abwässern, der Wasserentnahme aus Flüssen und dichter Besiedlung. Harvey & Kitchell (2000) nehmen an, daß Organismen in den Gewässern von Städten deutlich höhere δ^{15}N-Signaturen

aufweisen wie solche in ländlichen Regionen. Einige Studien haben die räumliche Variation von Isotopensignalen für die Ermittlung von organischer Materie aus Abwässern zugrundegelegt, um so etwa den Einfluß von Abwassereinleitungen auf trophische Nahrungsnetze in Gewässern zu verfolgen (Harvey & Kitchell 2000, Costanzo *et al.* 2001, Savage & Elmgren 2004).

Außer den räumlichen Schwankungen können Organismen in Litoralgebieten auch zeitliche Schwankungen ihrer Isotopensignale aufweisen. Zeitlich schwankende $\delta^{13}C$ konnten vorwiegend in pelagischen Lebensgemeinschaften beobachtet werden. Diese Schwankungen können sowohl auf Änderungen der Nahrungszusammensetzung zurückgeführt werden (Jones *et al.* 1998) als auch auf die unterschiedlichen Lipidgehalte der verschiedenen Spezies (Matthews & Mazumder, 2005). Pelagische Lebensgemeinschaften unterliegen schnellen Schwankungen ihrer taxonomischen Zusammensetzung, und verschiedene Taxa können unterschiedliche Isotopensignale aufweisen (Matthews & Mazumder 2003). Die taxonomische Zusammensetzung der benthischen Makroinvertebraten kann sowohl zeitlich als auch räumlich stark schwanken, selbst innerhalb kleiner Seen. Diese Schwankungen reichen bereits aus, um die Isotopensignale bestimmter einzelner Arten nachhaltig zu beeinflussen (Grey *et al.* 2004b, Jones & Grey 2004, Kelly *et al.* 2004).

Im vorliegenden Kapitel wird mit Hilfe der Analyse der $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$-Verhältnisse versucht, das Verständnis des Einflusses des allochtonen Flussestons und der trophischen Interaktionen innerhalb der litoralen Lebensgemeinschaften zu erweitern. Das Makrozoobenthos steht dabei unter den tierischen Lebensgemeinschaften im Mittelpunkt, es wurde aber auch Zooplankton erfasst, da horizontal wandernde Zooplankter die Nahrungsressourcen innerhalb des Litoralbereichs potentiell nutzen können. Zur Interpretation der primären Nahrungsquellen wurden auch Makrophyten, Epiphyten und Phytoplankon als Primärproduzenten, bzw. Sinkstoffe der Schussen als allochhtone Nahrungsquellen auf Isotopensignaturen untersucht. Entsprechend der schon beim Vergleich der profundalen Probenstellen gewählten Vorgehensweise sollte auch bei den Litoraluntersuchungen der Vergleich von einer zuflussfernen mit einer zuflussnahen Probenstelle Rückschlüsse auf die Bedeutung der allochthonen Nahrungsversorgung erlauben.

2 Material und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet:

Die Position der Untersuchungstelle wurden per GPS bestimmt; Koordinaten werden hier im Gauss-Krüger-Format (GK) Meridianstreifensystem angegeben. Die Station Schussenmündung (GK-Koordinate: Rechtswert 5274567; Hochwert 3539294) ist durch allochthon dominierte Sedimentation charakterisiert. Dagegen ist die Station Uttwil (GK: Rechtswert 5272307 und Hochwert 3525792) durch vorwiegend autochthone Sedimentation bestimmt (Abb. IV-1).

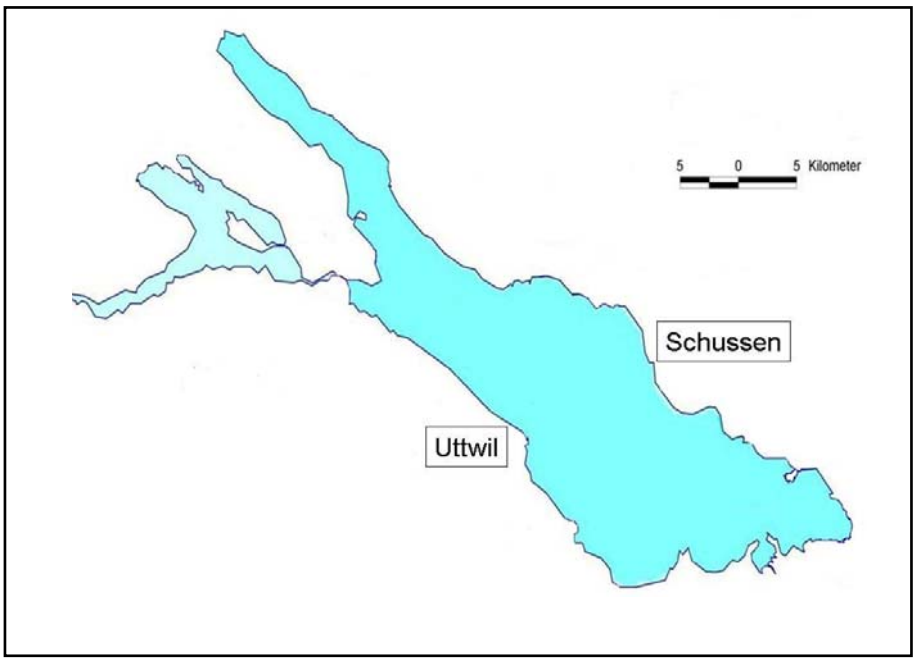


Abbildung IV-1: Lage der Untersuchungsstellen Uttwil und Schussen im Obersee. Kartographie: Dipl-Ing. (FH) R. Obad. Institut für Seeforschung Langenargen.

2.1.1 Die Station Uttwil

Die litorale Probenstelle Uttwil liegt am Südufer des Sees auf der Schweizer Seite. Kennzeichnend für diesen Uferabschnitt ist die geringe allochtone Beeinflussung durch Zuflüsse, da auf der Südseite keine grossen Zuflüsse münden. Die Flachwaserzone ist mit einer Breite von 100 – 200 m weit weniger ausgedehnt als vor der Schussenmündunng. Charakteristisch für die Sedimente sind gerröllige Strukturen uferwärts und vergleichsweise hohe Anteile autochton entstandener Seekreide seewärts. Die Flachwasserzone ist mit Laichkrautgesellschaften und Characeen besiedelt. Insgesamt sollte also für diese Probenstelle im Gegensatz zur Probenstelle Schussenmündung der Anteil autchthoner Nahrungsversorgung dominierend sein.

2.1.2 Die Station Schussenmündung

Zwischen Langenargen und Eriskirch mündet am Nordufer des Bodensees, die Schussen, der zweitgrößte baden-württembergische Bodensee-Zufluss. Das Einzugsgebiet der Schussen beträgt 822 km² (IGKB 2004). Mit Wassermengen von 292,6 10^8 m^3 (Q Abfluss/Jahr) transportiert sie 98 x 10^3 t Flussschwebstoffe pro Jahr. Davon sind 3723 t organischer Kohlenstoff (IGKB 2000)[1]. Das Einzugsgebiet ist sowohl durch Siedlungen als auch durch Landwirtschaft intensiv genutzt und kann als bedeutender Feststofflieferant angesehen werden, wobei der Einfluss bis hin in die der Mündung vorgelagerte Flachwasserzone des Bodensees reicht. Der Schussenabfluss unterliegt jahreszeitlichen Schwankungen. Der mittlere jährliche Zufluss liegt bei 0,36 km^3. Das entspricht einem Zuflussanteil zum Obersee von ca. 2,9 % bei hohen Wasserständen in den Monate Juni und Juli (IGKB 2004).

Charakteristisch für die Schussen ist eine starke Trübung, bedingt durch den hohen Gehalt an Schwebstoffen und der Tatsache, dass seine Quelle in einer moorigen Umgebung liegt. Aus den Ablagerungen der Schwemmstoffe der Schussen hat sich im Mündungsbereich eine breite Flachwasserzone gebildet (Schulz 1993). Diese ragt rund 1,5 km in den See hinein. Die mittlere Tiefe bis zur Haldenkante beträgt im Schnitt nicht mehr als 2 Meter (Kahkah 2001).

2.2 Probenahme

2.2.1 Sinkstoffe aus dem Schussen-Zufluss

Im Zeitraum von 18.04.05 bis zum 10.10.05 wurden im Zufluss der Schussen drei mal Sedimentfallen (Abb. IV-2) für jeweils einen Tag exponiert, um genügend Sinkstoffe zur Durchführung der Messungen zu erhalten und mögliche saisonale Schwankungen zu registrieren.

Die Sedimentfalle

Die Sedimentfalle besteht aus zwei nach oben offenen langen Plexiglasröhren (Höhe. 80 cm; Durchmesser: 10 cm), in deren unterem Bereich die auswechselbaren Sammelbecher angeschlossen und auf einer gemeinsamen Halterung in einer Wassertiefe von ca. 1 Meter angebracht wurden, damit die Sinkstoffe durch die Wasserströmung nicht ausgespült werden. Die Sedimentfalle wurde vertikal in die Wassersäule kurz vor der Schussenmündung exponiert.

[1] Dies ist zwar nur die Hälfte der zuvor angegebenen 7-10 % an organischem Kohlenstoff, aber der Unterschied beruht auf verschiedenem Untersuchungsmatieral: Bei Kahkah wurden die Sinkstoffe in Sedimentfallen an der Schussenmündung analysiert, und bei den IGKB-Untersuchungen die auf Membranfilter abfiltrierten Schwebstoffe.

Die Sinkstoffe sammeln sich in den Sedimentröhren an. Innerhalb des Expositionszeitraums, der durchschnittlich etwa drei Stunden betrug, wurde ca. 42 Gramm Feuchtsubstanz gesammelt. Die Sedimentfalle wurde im Institut für Seenforschung von Herrn J. Pietruske angefertigt.



Abbildung IV-2: Die Sedimentfalle als Stationärer Sammler.

2.2.2 Sestonprobe

Aus der Station Bodensee - Seemitte wurden 20 l Wasserprobe zur Beprobung des Sestons (Phytoplankton + Detritus) durch Filtration über ein 47-mm Glasfaserfilter (Whatman, GF/F, 0,7 µm) entnommen. Die Proben wurden in Sommer 2004 genommen (siehe Kapitel II).

2.2.3 submersen Makrophytenproben sowie Epiphyten und Tiere der Geröllbrandungszone

Die submersen Makrophyten, die Epiphyten und Individuen von *Dreissena polymorpha, Gammarus roeseli, Haemopis sanguisuga, Bithynia tentaculata, Radix auricularia*, Trichoptera-Larven und Chironomidenlarven der Subfamilie Orthocladiinae, Gattungen Paratrichocladius und Paratanytarsus wurden an Untersuchungsstellen im Juli 2005 beprobt. Die Proben wurden von Hand gesammelt. Für die Tiere und Pflanzen wurde die Anzahl an Tieren und Pflanzen protokolliert und fotografiert, um anschließend-bestimmt zu werden.

Die Epiphyten wurde von der Unterseite von Seerosenblättern, von submersem Schilf, von Unterwassersteinen und von Stengeloberflächen gesammelt, bei denen deutlich ein rauher Algenaufwuchs fühlbar war. Der Aufwuchs wurde abgeschabt und in einer Petrischale gesammelt. Der restliche Bewuchs wurde mit möglichst wenig bidestilliertem Wasser abgewaschen. Anschließend wurde das Material durch ein Doppelsieb mit 600 µm und 200 µm

Porengröße filtriert. Eine Subprobe wurde zur lichtmikroskopischen Zellzählungen nach der Utermöhl-Methode (Utermöhl 1958) mit Lugol'scher Lösung fixiert.

2.2.4 Benthosproben

Zur Erfassung der Saisonalität wurden an jedem Standort im Frühling, Sommer und Herbst je eine Probenahme der Benthosorganismen durchgeführt. Im Winter wurde keine Probenahme durchgeführt. Dabei wurden jeweils neun Parallelproben genommen. Für die Makrobenthosuntersuchungen der Ufersedimente wurden an ausgewählten Punkten im Mündungsgebiet der Schussen (allochthon dominiertes Areal) und in der Litoralzone von Uttwil (authochton dominiertes Areal) Proben genommen. Das Benthos des Litoralsediments wurde in der Regel drei mal im April, Juli und Oktober beprobt. Die Proben wurden mit einem van Veen-Greifer (12,5 x 12,5 cm = 156,25 cm²) entnommen.

Direkt nach der Beprobung wurden die Proben bis zur Aussiebung von Zoobenthos mit Seewasser gewässert. Dabei wurde das Material über ein Schlämm-Sieb mit Maschenweiten von 200 µm gesiebt. Die Chironomidenlarven und Oligochaeten wurden zur Darmentleerung 24 Stunden in filtriertem Seewasser gelagert (Feuchtmayr & Grey 2003). Für die verschiedenen Chironomiden-Taxa und die Oligochaeten wurde die Anzahl an Tieren protokolliert und fotografiert, um anschließend bestimmt zu werden. Um die taxonomische Bestimmung zu bestätigen, wurde eine Larve von jeder Probenahmestelle komplett in Formol eingelegt. Zusätzlich wurden auch die einzelnen Kopfkapseln der Tiere, deren Isotopensignal bestimmt wurde, zur Bestimmung aufbewahrt. Für die Isotopen-Bestimmung wurde dann der Körper ohne Kopfkapsel präpariert. Die Bestimmung der Chironomidentaxa erfolgte anhand von Merkmalen des Mundapparates, der Kopfkapseln, sowie des kompletten Tieres. Die Chironomiden-Bestimmung durch die Expertin, Dr. Nicola Reiss hat bestätigt, dass die Larvenbestimmungen erfolgreich waren. Für die Oligochaeten wurde keine Artbestimmung durchgeführt.

2.2.5 Zooplanktonproben

Für die Zooplanktonuntersuchungen wurden aus ausgewählten Stationen im Mündungsgebiet der Schussen (Allochthon dominiertes Areal) und in der Litoralzone von Uttwil (Autochthon dominiertes Areal) Proben genommen. Die Zooplanktonprobe wurden im Juli 2005 beprobt. Zooplankton wurde als Summenprobe in 0-2 m Seetiefe mit einem Planktonnetz aus Gaze entnommen (Schwoerbel 1994). Die Proben wurden in einer Entfernung von maximal 10 Meter zur Ufer-Linie genommen. Das trichterförmige Planktonnetz hat einen Radius von 40 cm und eine Maschenweite von 100 µm. Es wurden jeweils zwei Netzfänge genommen, um genug Material für die Isotopen-Messungen zu haben. Die Zooplanktonproben wurden dann im Labor unter einer Stereolupe entspechend der Taxa in Petrischalen verteilt. Die wichtigsten Arten

wurden mit einer digitalen Kamera fotografisch dokumentiert. Die Zooplankter wurden im Trockenschrank (24 Stunden bei 60°C) getrocknet und danach homogenisiert.

2.3 Aufbereitung der Proben für die Isotopmessungen

Die Makrophyten, Epiphyten, Phytoplankton, Sinkstoffe und Organismen wurden im Trockenschrank (24 Stunden bei 60°C) getrocknet und homogenisiert. 0,7 bis 1 mg der trockenen Biomasse wurde anschließend in eine 4x6 mm Zinnkapsel eingebracht. Die Trockenbiomasse in den Messkapseln für die Isotopenanalyse liegt optimalerweise zwischen 0,25 mg und 0,7mg (max. 1 mg), da die Kalibration des Massenspektrometers nur im Bereich zwischen 0,1 mg und 0,4 mg Kohlenstoff gültig ist (0,25 mg Trockenbiomasse entsprechen 0,1 mg C). Die Vorbereitung der Proben aus Phytoplankton, Sinkstoffen und Organismen wurde im zweiten und dritten Kapitel diskutiert.

Das gesamte Probematerial wurde anschließend zur Untersuchung von $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ [‰] im Elementaranalysator bzw. im Massenspektrometer nach Freising (WZW, Dr. Rudi Schäufele) transportiert und dort gemessen.

2.4 Isotopenmessungen

Die Isotopenmessungen erfolgten an einem Massenspektrometer. Aus den Sinkstoffproben wurden in getrennten Messläufen die Stickstoff und die Kohlenstoff-Isotopenverhältnisse bestimmt. Bei den restlichen Proben wurde in einem Messlauf sowohl Stickstoff als auch Kohlenstoff-Isotopenverhältnisse bestimmt. Jede Probe wurde dabei gegen ein Referenzgas gemessen (N_2 bzw. CO_2), das vorher mittels sekundären Isotopenstandards kalibriert worden war (IAEA-N1 und IAEA- N_2 für N_2, Genauigkeit der Kalibration ± 0,09; IAEA-CH6 für CO_2, Genauigkeit der Kalibration 0,06). Nach jeder zehnten Probe wurde ein fester Laborstandard mit ähnlichem C:N-Verhältnis wie die Proben selbst (fein gemahlenes Weizenmehl für Pflanzen- und Sedimentproben; fein gemahlenes Proteinpulver für tierische Proben) gemessen. Die mit der Messung der Laborstandards verbundene Streuung (<0,2 Stabw. und <0,15 Stabw. für N_2 bzw. CO_2) wurde als Maß für die Genauigkeit der Messung der Proben angesehen (siehe auch Kapitell II).

3 Ergebnisse

Freilandprobenahmen von benthischen und pelagischen tierischen Organismen sowie autotrophen Organismen (submersen Makrophyten, Epiphyten) wurden an zwei ausgewählten Stationen im Mündungsgebiet der Schussen (allochthon dominiertes Areal) und in der Litoralzone von Uttwil (authochton dominiertes Areal) vorgenommen.

3.1 Erfassung der primären Kohlenstoffquellen.

Insgesamt kann anhand der $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ Werte eine Unterteilung der Produzenten in allochthone Sinkstoffe, terrestrische Pflanzen, submersen Makrophyten, Epiphyten und Phytoplankton vorgenommen werden (Abb. IV-3, Tab. IV-1). Insgesamt gibt es signifikante Unterschiede zwischen den Produzenten bezüglich ihres $\delta^{13}C$ (ANOVA, $F_{9,61}$= 397,5; $p<0,05$) und $\delta^{15}N$ (ANOVA, $F_{9,61}$= 10,1; $p<0,05$). Tukey's Post-Hoc test zeigt auch daß sich das $\delta^{13}C$-Verhältnis der meisten Primärproduzenten signifikant verschieden ist ($p<0,05$). Gleichwohl zeigen die Sinkstoffe, die terrestrichen Pflanzenreste und die Epiphyten an der Schussen keine signifikanten Unterschiede. Nach den Tukey's Post-Hoc test ($p<0,05$) zeigen die $\delta^{15}N$-Werte der meisten Primärproduzenten keine signifikanten Unterschiede. Allerdings sind die $\delta^{15}N$-Werte der terrestrischen Pflanzen signifikant verschieden von denen des Epiphytons bei Schussen und Uttwil und auch von denen des Sinkstoffes und von *Potamogeton perfoliatus* in Uttwil (Anhang IV-1).

3.1.1 Die submersen Makrophyten. Im Gebiet der Schussen dominieren mit hohen Bestandsdichten die submersen Makrophyten *Potamogeton perfoliatus* und *Potamogeton pectinatus*. Sie weisen $\delta^{13}C$-Werte von -14,11 und -19,48 ‰ und $\delta^{15}N$-Werte von 2,80 und 3,11 ‰ auf. Vor Uttwil waren vor allem *Chara contraria, Chara aspera* und *Potamogeton perfoliatus* zu finden, was wiederum den lokal oligotropheren Zustand dieses Areals unterstreicht. In Uttwil betragen die Werte für *Potamogeton perfoliatus* -18,20 ‰ $\delta^{13}C$ und 4,89 ‰ $\delta^{15}N$, und für *Chara contraria* und *Chara aspera* einen $\delta^{13}C$-Wert von -14,56 ‰ und $\delta^{15}N$-Werte um 1,50 ‰. Die submersen Makrophyten vor Uttwill *Chara contraria*, *Chara aspera* und *Potamogeton pectinatus* sowie *Potamogeton perfoliatus* an beiden Litoral-Stellen zeigen keine Unterschiede im $\delta^{13}C$ (Anhang IV-1).

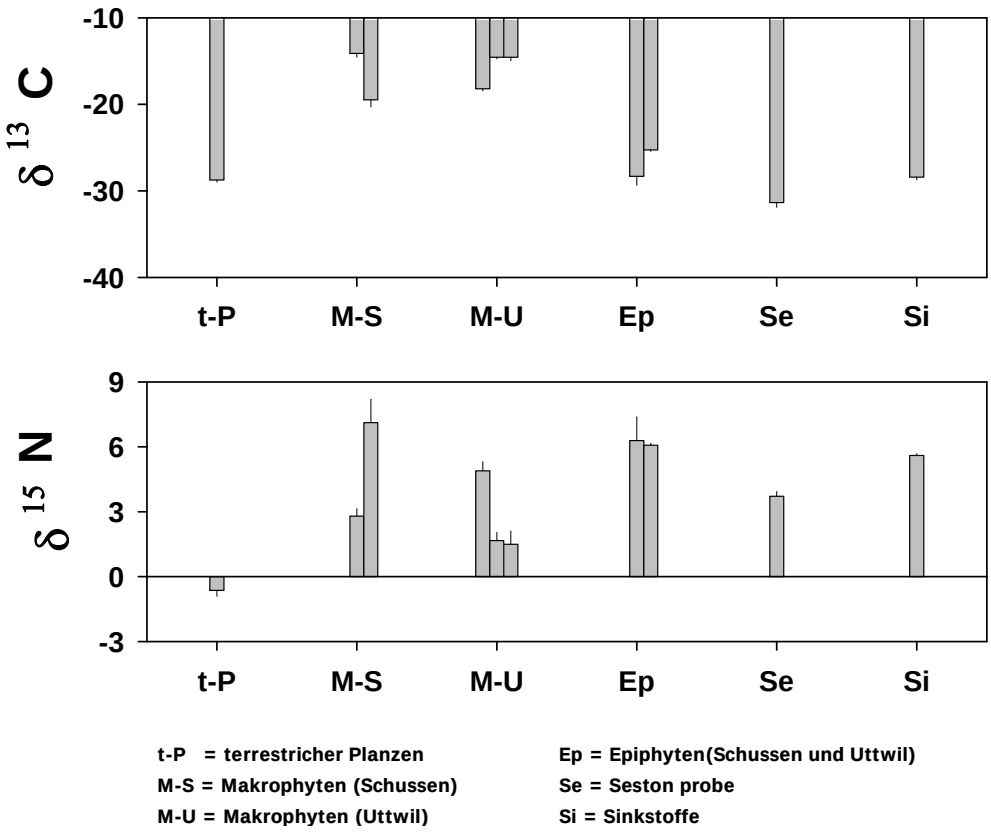


Abbildung IV-3: δ^{15}N und δ^{13}C-Werte der Primärproduzenten im Litoral der Schussenmündung und vor Utwil.

3.1.2 Terrestrische Pflanzen. Für die Untersuchung des terrestrischen Anteils von Kohlenstoff wurden im Juli 2005 frische Blätter von terrestrischen Pflanzen im Uferbereich und im Zuflussbereich der Schussen gesammelt und bestimmt. Insgesamt wurden für 38 Proben aus Blättern von neun terrestrischen C-3 Pflanzen die δ^{13}C und δ^{15}N-Gehalte [‰] gemessen (Tab. IV-1). Die Blätter folgender Pflanzen wurden analysiert: *Quercus petraea, Betula pendula, Malus domesticus, Corylus avellana, Carpinus betulus, Fagus silvatica, Salix* sp., *Robus gesius* und *Solidago virgaurea.* Die δ^{13}C-Werte der terrestrischen Pflanzen waren sehr homogen verteilt mit Werten im Bereich von -29,43 bis -27,81 ‰. Die δ^{15}N-Werte zeigten jedoch eine vergleichsweise hohe Variabilität mit Werten im Bereich von -4,13 bis 6,01 ‰.

3.1.3 Sestonprobe (Phytoplankton +Detritus). Im Zeitraum vom 28.04.04 bis zum 02.06.04 wurden im Obersee drei Seewasserproben entnommen. Nach den Ergebnissen der Varianzanalyse sind die Mittelwerte der Isotopensignaturen von δ^{13}C (ANOVA, $F_{2,12}$= 0,06; p> 0,05) und δ^{15}N (ANOVA, $F_{2,12}$= 0,16; p> 0,05) der Sestonproben im zeitlichem Verlauft nicht signifikant unterschiedlich (Anhang IV-1). Für die weitere Untersuchung werden nur die

Mittelwerte von -32,14 ‰ $\delta^{13}C$ und 4,16‰ $\delta^{15}N$ als repräsentativ für das maskierte Phytoplankton im Bodensee angesehen.

3.1.4 Epiphyten. Die epiphytischen Algen aus den beiden Probestellen zeigen ausgeprägte taxonomische Unterschiede. So dominieren in Uttwil Kieselalgen und bei der Schussen Grünalgen und Cyanophyceen (Anhang IV-2). Diese weisen auf deutlich eutrophere lokale Bedingungen im Bereich der Schussenmündung hin. Die Epiphyten weisen vor der Schussen $\delta^{13}C$ Werte von -28,33 ‰ und vor Uttwil -25,26 ‰. Damit liegen die $\delta^{13}C$ Werte des Schussen-Epiphyten im Bereich der terrestrischen Pflanzen (28± 1 ‰; Peterson & Fry 1987, Leventhal 2004) und der gemessenen Sinkstoffe aus dem Schussen Zufluss. Die $\delta^{15}N$ der Epiphyten sind an beiden Standorten sehr ähnlich bei ca. 6 ‰ und sind auch ähnlich mit den Sinkstoffwerten von 4,32 bis 6,36 ‰.

3.1.5 Sinkstoffe. Die $\delta^{13}C$-Gehalte schwanken von -28,84 bis -27,64 ‰, die $\delta^{15}N$-Gehalte von 4,32 bis 6,36 ‰. Interessanterweise spiegelt sich im $\delta^{13}C$ Signal des Sedimentfallen-Materials (circa -28 ‰), aber nicht in ihrem $\delta^{15}N$ Signal die Signatur der terrestrischen Pflanzen (-0,64 ‰) wieder.

Tabelle IV-1: $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$-Signaturen der Primärproduzenten von den Untersuchungsgebieten Schussenmündung und Uttwil.

Proben	□□^{13}C/□^{12}C (‰)		□^{15}N/□^{14}N	
	mittelwert	SD	mittelwert (‰)	SD
Terrestrische Pflanze				
Quercus petraea	-28,32	0,13	-1,94	0,33
Betula pendula	-28,88	0,15	-4,13	0,07
Malus domesticus	-27,81	0,14	0,41	0,34
Corylus avellana	-28,76	0,49	-0,19	0,22
Carpinus betulus	-28,82	0,06	1,21	0,21
Fagus sylvatica	-28,73	0,47	-4,76	0,47
Gatt. Salix	-28,55	0,10	6,01	0,12
Robus gesius	-29,24	0,46	-2,66	0,57
Gewöhnliche golddrute	-29,43	0,22	0,29	0,06
Makrohyten				
Schussen				
Potamogeton pectinatus	-14,11	0,44	2,80	0,34
Potamogeton perfoliatus	-19,48	0,82	3,11	1,08
Uttwil				
Potamogeton perfoliatus	-18,20	0,25	4,89	0,42
Chara Contraria	-14,56	0,18	1,66	0,38
Chara aspera	-14,57	0,38	1,49	0,60
Epilithon				
Schussen	-28,33	1,00	6,28	1,10
Uttwil	-25,26	0,17	6,07	0,08
Sinkstoffe aus Schussen				
18/04/2005	-27,64	0,61	6,12	0,21
25/07/2005	-28,77	0,00	6,36	0,00
10/10/2005	-28,84	0,30	4,32	0,01
Phytoplankton				
28/04/2004	-32,74	0,51	3,58	0,56
02/06/2004	-31,53	0,74	4,75	0,29

3.2 Primär Konsumenten

3.2.1 Isotopenmessungen an Makroinvertenbraten aus dem Litoral

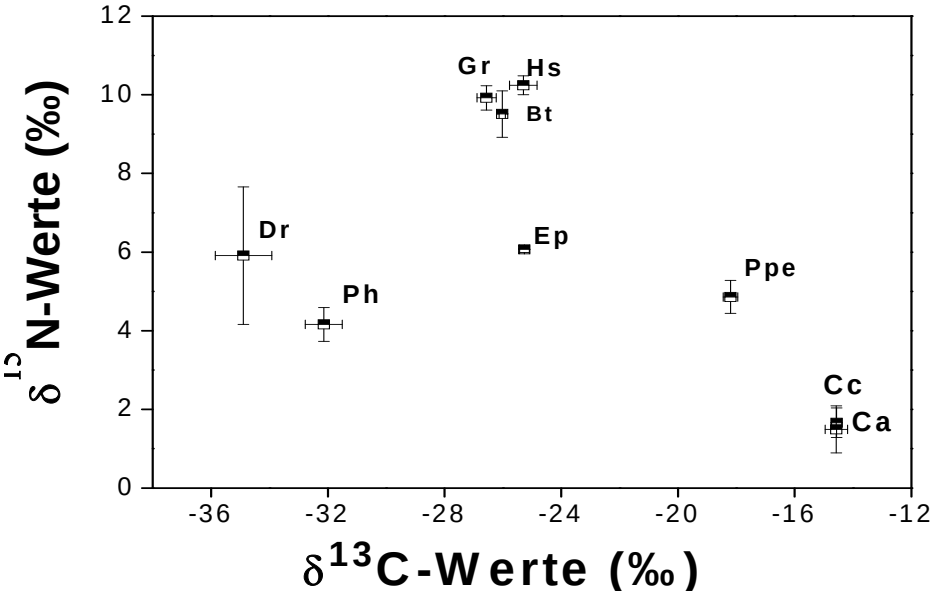


Abbildung IV-4: δ^{15}N und δ^{13}C-Werte der Primärproduzenten und der litoralen Organismen für Uttwil, Sommer 2005. Abkürzungen:: Ph= Sestonprobe (Phytoplankton+Detritus); Ep=Epiphyton; Ppe=*Potamogeton perfoliatus*; Dr= *Dreissena polymorpha*; Hs= *Haemopis sanguisuga*; Bt= *Bythinia tentaculata*; *Gr= Gammarus roeseli;* Cc=*Chara contraria* und Ca= *Chara aspera*.

In Abbildung IV-4 und Tabelle IV-2 sind die δ^{13}C [‰] und δ^{15}N [‰] Werte der litoralen Produzenten und Organismen für Uttwil dargestellt. An den δ^{13}C-Werten ist klar erkennbar, dass neben *Dreissena polymorpha* und dem Phytoplankton auch die submersen Makrophyten und Makroinvertebraten voneinander unterschieden werden können. Ingesamt sind drei Gruppen unterscheidbar:

Gruppe 1: **Epiphyten und Makroinvertebraten**. Die δ^{13}C-Gehalte der Organismen *Haemopis sanguisuga*, *Gammarus roeseli* und *Bythinia tentaculata* liegen zwischen -25,26 und -26,02 ‰, was für Epiphyten als Nahrungsquelle spricht. Die δ^{15}N-Werte sind im Vergleich mit dem Epiphyten von 3,51 bis 4,24 ‰ angereichert.

Gruppe 2: ***Dreissena polymorpha* und maskiertes Phytoplankton**: *Dreissena polymorpha* weist mit -34,89 ‰ δ^{13}C die leichteste Signatur aller Litoralmessungen auf und liegt ähnlich zu maskiertem Phytoplankton. Daneben ist das δ^{15}N der *D. polymorpha* circa 2 ‰ schwerer als das von Phytoplankton.

Gruppe 3: **Die submersen Makrophyten:** *Potamogeton perfoliatus*, *Chara contraria* und *Chara aspera* zeigen mit δ^{13}C-Werten von -18,20 bis -14,56 ‰ die schwersten Signaturen. Die Makrophyten weisen ein größeres Spektrum a δ^{15}N-Werten von 1,49 bis 4,89 ‰ auf.

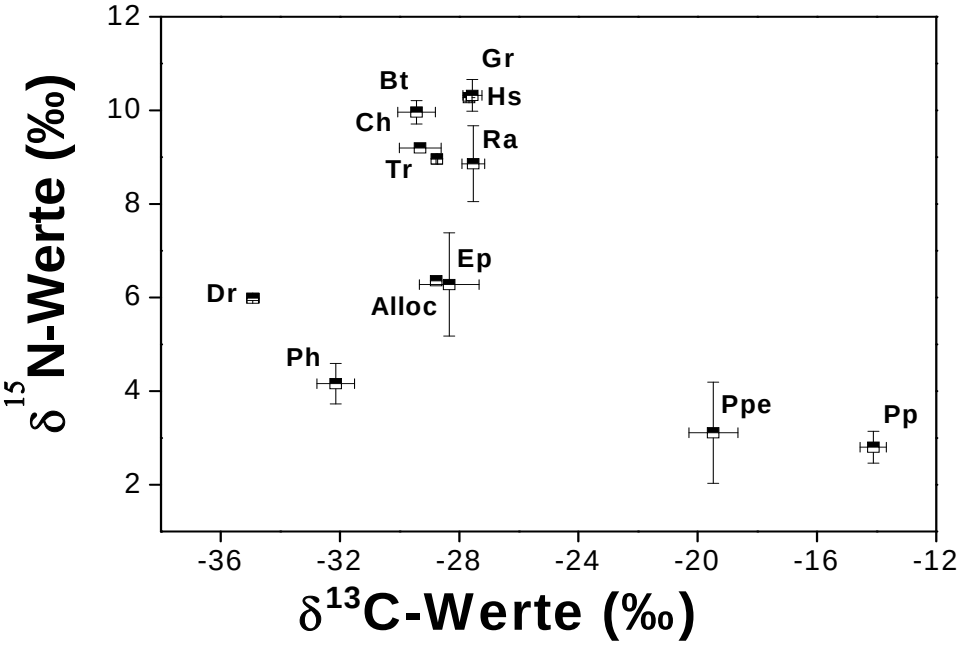


Abbildung IV-5: δ^{15}N und δ^{13}C-Werte der Primärproduzenten und der litoralen Organismen nahe der Schussen, Sommer 2005. Abkürzungen der Abbildung : Ph=Sestonprobe (Phytoplankton + Detritus); Ep=Epiphyten; Alloc=Sinkstoffe; Ppe=*Potamogeton perfoliatus*; Pp= Potamogeton pectinatus; Dr= *Dreissena polimorpha*; Gr= *Gammarus roeseli*; Hs= *Haemopis sanguisuga;* Ra= *Radix auricularua;* Tr= Trichoptera (Ordnung); Ch= Chironomidenlarven der Gattungen: Paratanytarsus und Paratrichocladius und Bt= *Bythinia tentaculata.*

In Abbildung IV-5 und Tabelle IV-2 sind die δ^{13}C [‰] und δ^{15}N [‰] Werte der litoralen Produzenten und Organismen der Litoralstation Schussen dargestellt. Es zeigt sich deutlich, dass die Makrophyten und Makroinvertebraten anhand der δ^{13}C-Werte gruppiert und voneinander unterschieden werden können. Interessanterweise lassen sich in dieser Gruppierung die litoralen Proben deutlich von pelagisch bestimmten Proben (Dr: *Dreissena polymorpha* und Ph: maskierte Phytoplankton) und den submersen Makrophyten abgrenzen. Ingesamt lassen sich drei Gruppen ahand der δ^{13}C Isotopen Signaturen unterscheiden:

Gruppe 1: **Epiphyten, Allocthoner Detritus und Makroinvertebraten**: *Bythinia tentanculata, Gammerus roeseli, Haemopis sanguisuga*, *Radix auricularia*, Trichopteralarven (Ordnung) und Chironomidenlarven der Familie Orthocladiinae. Die δ^{13}C-Gehalte schwanken von -29,43 bis -27,56 ‰. Die Werte sprechen dafür, dass diese Konsumenten Epiphyten oder allochthone Sinkstoffe als Nahungsquelle verwerten. Die δ^{15}N-Werte von *Bythinia tentanculata,*

Gammerus roeseli, Haemopis sanguisuga, Radix auricularia, der Trichoptera und der Chrionomidenlarven unterscheiden sich vom δ^{15}N-Signal der Epiphyten und der allochthone Sinkstoffe um 2,50 bis 4,00 ‰.

Gruppe 2: ***Dreissena polymorpha* und maskiertes Phytoplankton**: *Dreissena polymorpha* weist mit einem δ^{13}C-Wert von -34,92 ± 0,21 ‰ die leichteste Signatur aller Litoralorganismen auf. Er liegt nahe dem Wert für die Sestonprobe (Ph) und spricht für eine vorrangige Verwertung von Phytoplankton als Nahrungsquelle. Die δ^{15}N-Werte von *Dreissena polymorpha* leigen um 2 ‰ höher als die der Sestonprobe.

Gruppe 3: **Die submersen Makrophyten:** *Potamogeton perfoliatus*, *P. Pectinatuss* mit δ^{13}C-Werten von -19,48 bis -14,11 ‰ die schwersten Signaturen. Die submersen Makrophyten weisen δ^{15}N-Werte von ca. 3 ‰ auf.

Tabelle IV-2: δ^{13}C und δ^{15}N-Signale der Primärkonsumenten aus den Untersuchungsgebieten Schussenmündung und Uttwil.

Proben	$\delta^{13}C/\delta^{12}C$ (‰)		$\delta^{15}N/\delta^{14}N$	
	mittelwert	SD	mittelwert (‰)	SD
Zooplankton				
Schussen				
Daphnia galeata	-30,15	0,00	8,05	0,00
Daphnia hyalina	-29,99	0,22	8,16	0,05
C. Copepode	-32,57	0,39	11,17	0,04
E. gracilis	-32,28	0,00	11,23	0,00
Uttwil				
Daphnia galeata	-28,90	0,00	6,77	0,00
Daphnia hyalina	-28,55	0,31	6,89	0,31
C. Copepode	-36,50	1,62	10,73	0,31
E. gracilis	-36,59	0,87	11,05	0,84
Seemiete				
Daphnia galeata	-35,14	0,46	6,09	0,26
Daphnia hyalina	-37,84	0,34	4,44	0,14
C. Copepode	-35,65	0,06	10,02	0,20
E. gracilis	-36,24	0,75	10,86	0,90
Makroinvertebrate				
Schussen				
B. tentaculata	-29,43	0,63	9,96	0,25
Haemopis sanguisuga	-27,67	0,10	10,27	0,07
Dreissena polymorpha	-34,92	0,21	5,99	0,05
G. rosaeli	-27,56	0,32	10,32	0,34
Chironomiden	-28,75	0,03	8,96	0,11
Trichoptera	-29,31	0,70	9,20	0,00
Radix auricularia	-27,53	0,38	8,86	0,81
Uttwil				
B. tentaculata	-26,02	0,11	9,51	0,59
Haemopis sanguisuga	-25,30	0,47	10,24	0,24
Dreissena polymorpha	-34,89	0,97	5,91	1,75
G. rosaeli	-26,56	0,30	9,92	0,34

3.2.2 Isotopenmessungen an Makrozoobenthos aus dem Litoral

Taxaspezifissche Isotopensignaturen

Es wurden die stabilen Isotope aller im Litoralsediment der beiden Entnahmestationen gefundener Insektenlarven bestimmt. Hierbei konnte beobachtet werden, dass die Signale von δ^{13}C- und δ^{15}N je nach Spezies deutliche Unterschiede aufwiesen.

In Abbildung IV-6A und Tabelle IV-3 sind die δ^{13}C- und δ^{15}N-Signaturen der Chironomiden der Subfamilie Chironominae: *Chironomus plumosus, Demicryptochironomus, Microtendipes* und der Subfamilie Tanypodinae: *Procladius* aus dem Untersuchungsgebiet Uttwil dargestellt. Mit den Ergebnissen der Varianzanalyse (ANOVA, $F_{3,11}$= 0,33 ; p> 0,05) zeigte sich, dass die δ^{15}N-Werte der Chironomidentaxa nicht signifikant voneinander verschieden sind. Dagegen weisen die δ^{13}C-Werte signifikante Unterschiede auf (ANOVA, $F_{3,11}$ = 3,9; p<0,05) (Anhang IV-3).

In der Abbildung IV-6B und Tabelle IV-3 sind die δ^{13}C- und δ^{15}N-Signaturen der Chironomiden der Subfamilie Chironominae: *Stictochironomus* sp. und *Cryptochironomus* sp., der Subfamilie Prodiamesinae: *Monodiamesa* sp. und der Subfamilie Orthoclaniinae: *Paratrichocladius* sp. dem Untersuchungsgebiet Schussen dargestellt. Mit den Ergebnissen der Varianzanalyse (ANOVA, $F_{3,15}$ = 0,9;p>0,05) zeigte sich, dass die δ^{13}C-Werte zwischen den Chironomidentaxa nicht signifikant unterschiedlich sind, jedoch zeigen die δ^{15}N-Werte signifikante Unterschiede zwischen den Arten (ANOVA, $F_{3,15}$ = 4,6; p<0,05). Darin zeigt sich deutlich eine Aufteilung der Chironomidenlarven in zwei Gruppen aufgrund ihrer δ^{15}N-Werte (Tukey's Post-Hoc test, p<0,05). Die *Chyptochironomus* weisen unterschiedliche δ^{15}N auf als die von *Monodimesa* und von *Paratrichocladius* (Anhang IV- 3).

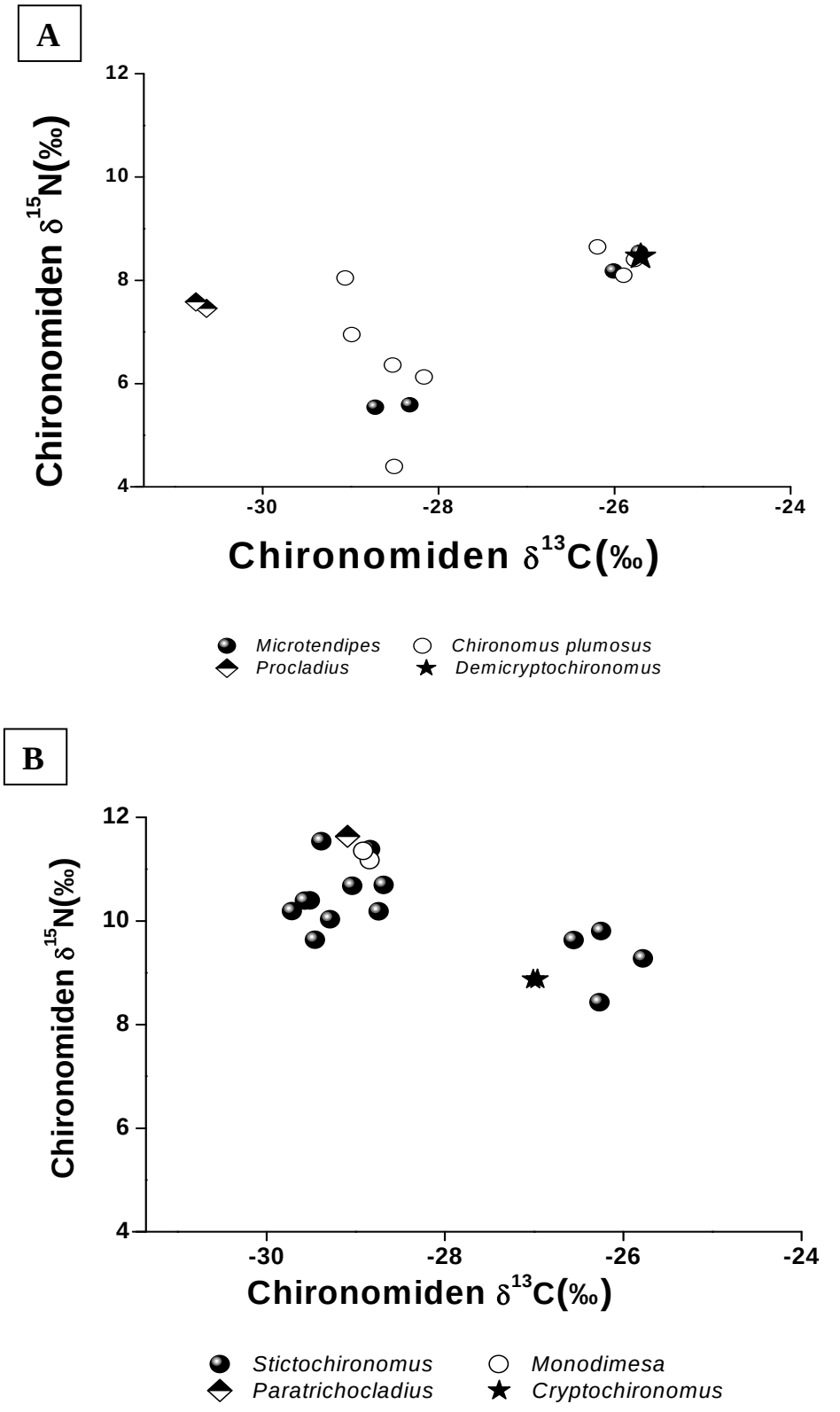


Abbildung IV-6: Darstellung der $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ für die Einzelindividuen der Chironomidenlarven vor Uttwil (**A**) und Schussen (**B**).

Variabilität der Benthosorganismen

Für die Untersuchung der zeitlichen und räumlichen Variabilität des Makrozoobenthos wurden im April, Juli und Oktober 2005 die $\delta^{13}C$- und $\delta^{15}N$-Gehalte von Oligochaeten und Chironomidenlarven an den Standorten Schussen-Mündung (allochthone Refernez) und Uttwil (autochthone Referenz) gemessen. Für diese Untersuchung wurden die Oligochaeten und Chironomidien-Larven mit einer Größe > 1 cm untersucht. Dabei wurden repräsentative Chironomidenarten von jeder Probestelle ausgewählt. Es wurden nur die Arten untersucht, die in allen drei Kampagnen gefunden wurden. An der Station Uttwill (autochthone Referenz) wurden die Chironomidenlarven der Subfamilie Chironominae, Tribu Chironomini *Chironomus plumosus* und von der Stelle Schussen (allochthone Refernez) Chironomidenlarven der Subfamilie Chironominae, Tribu Chironomini, *Stictochironomus* sp. für den zeiltichen Vergleich der Stationen herangezogen.

Stabile Isotope $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ aus *Chironomus plumosus* und *Stictochironomus* sp.

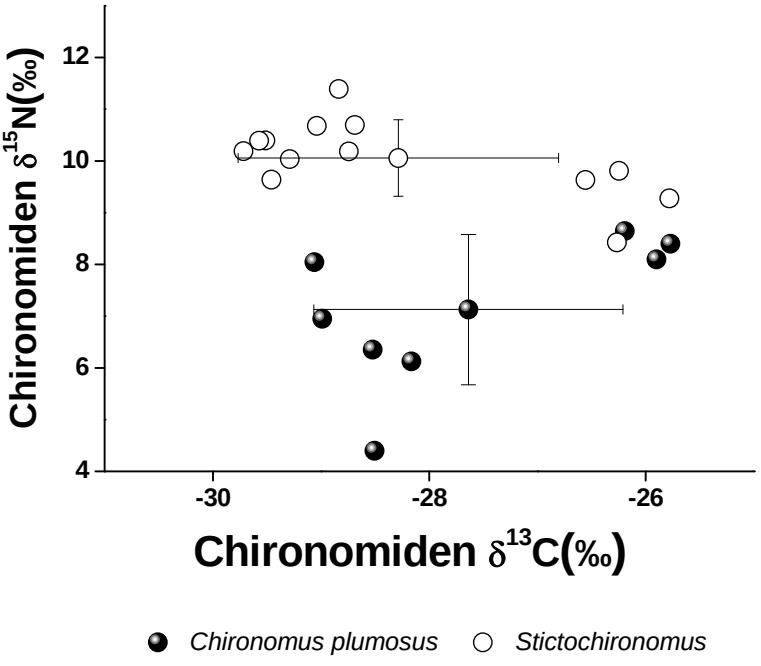


Abbildung IV-7: Kohlenstoff- und Stickstoffisotopen Signaturen von *Chironomus plumosus* und *Stictochironomus* sp. aus den zwei Litoral untersuchungsgebiet vor Uttwil und vor Schussen mit Mittelwert und Standardabweichung für jedes Isotopenverhältnis.

In Abbildung IV-7 und Tabelle IV-3,4 sind die $\delta^{13}C$- und $\delta^{15}N$-Werte der Chironomidenlarven *Chironomus plumosus,* aus dem Untersuchungsgebiet Uttwil und die Chironomidenlarven *Stictochironomus* sp*.,* aus dem Schussen-Litoral für alle Probenahmetermine aufgetragen. Die Mittelwerte und Standardabweichung betragen in Uttwil -27,63 ± 1,42 ‰ $\delta^{13}C$ und 7,12 ± 1,45 ‰ $\delta^{15}N$, an der Schussen -28,28 ± 1,46 ‰ $\delta^{13}C$ und 10,05 ± 0,74 ‰ $\delta^{15}N$. Nach den Ergebnissen der Varianzanalyse sind die Mittelwerte der Isotopensignaturen von $\delta^{13}C$ (ANOVA, $F_{1,32}$= 0,92; p>0,05) nicht signifikant unterschiedlich. Gleichwohl sind die $\delta^{15}N$-Werte der Chironomidenlarven zwischen beiden Litoral-Stellen signifikant verschieden (ANOVA, $F_{1,32}$= 58,50 ;p<0,05). Der Unterschied beträgt circa 3 ‰ (Anhang IV- 4).

Stabile Isotope $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ aus Oligochaeten

Bei den Messungen wurde die Artzusammensetzung der Oligochaeten nicht berücksichtigt. Nach Untersuchungen von Sauter (1995) dominiert jedoch *Limnodrilus hoffmeisteri* in litoralen Sedimentbereichen des Bodensee-Obersees.

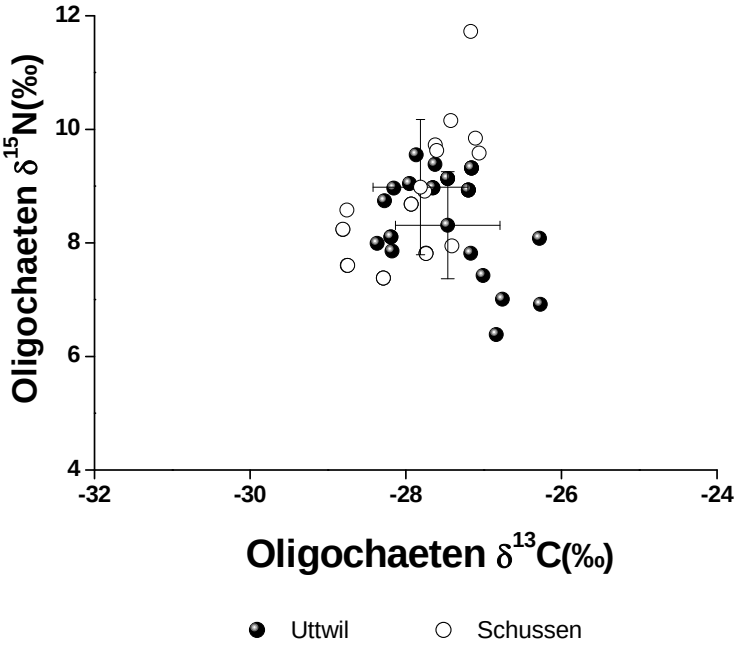


Abbildung IV-8: Kohlenstoff- und Stickstoffisotopen-Signaturen von Oligochaeten vor Uttwil und Schussen. Mit Mittelwert und Standardabweichung für jedes Isotopenverhältnis.

Abbildung IV-8 und Tabelle IV-3,4 zeigt die Isotopen-Signaturen der Oligochaeten. Beide Probenahmestellen zeigen insgesamt recht ähnliche Bereiche in den Mittelwerten: vor Uttwil -27,46 ± 0,67 ‰ $\delta^{13}C$ bzw. 8,31 ± 0,94 ‰ $\delta^{15}N$ und vor der Schussen -27,81 ± 0,61 ‰ $\delta^{13}C$

bzw. 8,98±1,20‰ $\delta^{15}N$. Nach den Ergebnissen der Varianzanalyse sind die Mittelwerte der Isotopensignaturen von $\delta^{13}C$ (ANOVA, $F_{1,30}$ = 2,3;p>0,05) und $\delta^{15}N$ (ANOVA,$F_{1,30}$ = 3,17; p> 0,05) der Oligochaeten aus beiden Untersuchungsgebiet nicht signifikant verschieden (Anhang IV-4).

Zeiltiche Variabilität der $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ der Benthosorganismen

In Abbildung IV-9 sind die $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ Werte von *Chironomus plumosus* und von die Oligochaeten aus der Stelle Uttwil aufgetragen. Eine Erhöhung der $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$-Gehalte im saisonalen Verlauf ist auch an dieser Stelle gut sichtbar. Die Mittelwerte der *Chironomus plumosus* betragen im Frühling -28,34 ± 0,24 ‰ $\delta^{13}C$ bzw. 5,26 ± 1,22 ‰ $\delta^{15}N$; im Sommer -28,86 ± 0,29 ‰ $\delta^{13}C$ bzw. 7,12 ± 0,86 ‰ $\delta^{15}N$ und im Herbst -25,95 ± 0,22 ‰ $\delta^{13}C$ bzw. 8,38 ± 0,27 ‰ $\delta^{15}N$. Nach den Ergebnissen der Varianzanalyse sind die Mittelwerte der Isotopensignaturen von $\delta^{13}C$ (ANOVA, $F_{2,5}$ = 108,34; p<0,05) und $\delta^{15}N$ (ANOVA, $F_{2,5}$ = 9,37; p<0,05) des *Chironomus plumosus* zeitlicht signifikant verschieden. Nach den Tukey's Post-Hoc test, p< 0,05 sind die $\delta^{13}C$ der *Chironomus plumosus* von Herbst deutlich schwerer als bei anderen Probenahmeterminen und schwerer als die von Phytoplankton. Nach dem Tukey's Post-Hoc test (p<0,05) unterscheiden sich die $\delta^{15}N$-Werte im Herbst von denen im Frühling (Anhang IV-5). Der zeitliche Verlauf der Signaturen der Oligochaeten ist ebenfalls dargestellt. Die Mittelwerte für Uttwil betragen im Frühling -27,64 ± 0,45 ‰ $\delta^{13}C$ bzw. 8,70 ± 0,59 ‰ $\delta^{15}N$, im Sommer -28,04 ± 0,27 $\delta^{13}C$ bzw. 8,95 ± 0,55 ‰ $\delta^{15}N$ und im Herbst -26,72 ± 0,37 ‰ $\delta^{13}C$ bzw. 7,20 ± 0,63 ‰ $\delta^{15}N$. Im Herbst sind die schwersten $\delta^{13}C$ und leichtesten $\delta^{15}N$ zu finden. Nach den Ergebnissen der Varianzanalyse sind die Mittelwerte der Isotopensignaturen von $\delta^{13}C$ (ANOVA, $F_{2,15}$ = 19,35; p<0,05) und $\delta^{15}N$ (ANOVA, $F_{2,15}$ = 14,19; p<0,05) der Oligochaeten zeitlich signifikant verschieden. Nach Tukey's Post-Hoc test (p<0,05) sind die $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ der Oligochaeten im Herbst schwerer als an anderen Probenahmeterminen (Anhang IV-6).

Die Mittelwerte der Isotopensignaturen der *Stictochironomus* sp. in der Schussen betragen im Frühling -29,43 ± 0,24 ‰ $\delta^{13}C$ bzw. 10,22 ± 0,36 ‰ $\delta^{15}N$, im Sommer -28,75 ± 0,07 ‰ $\delta^{13}C$ bzw. 10,75 ± 0,36 ‰ $\delta^{15}N$ und im Herbst -26,21 ± 0,32 ‰ $\delta^{13}C$ bzw. 9,29 ± 0,61 ‰ $\delta^{15}N$. Innerhalb der Chironomiden *Stictochironomus* sp. sind die Werte vom Frühling bis zum Sommer sehr homogen und schwerer als die von Phytoplankton. Im Herbst sind die Werte nochmals deutlich schwerer. (Abb. IV-9). Nach den Ergebnissen der Varianzanalyse sind die Mittelwerte der Isotopensignaturen von $\delta^{13}C$ (ANOVA, $F_{2,10}$ = 212,60; p<0,05) und $\delta^{15}N$

(ANOVA, $F_{2,10}$ = 7,99; p<0,05) des *Stictochironomus* sp. zeitlicht signifikant verschieden. Nach Tukey's Post-Hoc test, p<0,05 sind die $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ von *Stictochironomus* sp. von Herbst schwer als die der anderen Probenahmetermine (Anhang IV-5). Vor der Schussen betragen die Werte der Oligochaeten im Frühling -28,19 ± 0,38 ‰ $\delta^{13}C$ bzw. 7,94 ± 0,52 ‰ $\delta^{15}N$, im Sommer -27,43 ± 0,28 $\delta^{13}C$ bzw. 9,64 ± 0,41 ‰ $\delta^{15}N$ und im Herbst -27,77 ± 0,86 ‰ $\delta^{13}C$ bzw. 9,41 ± 2,02 ‰ $\delta^{15}N$. Nach den Ergebnissen der Varianzanalyse sind die Mittelwerte der Isotopensignaturen von $\delta^{13}C$ (ANOVA, $F_{2,11}$ = 3,6; p>0,05) des Oligochaeten zeitlicht nicht signifikant verschieden, gleichwohl sind die $\delta^{15}N$ (ANOVA, $F_{2,11}$ = 4,65; p<0,05) signifikant verschieden. Nach Tukey's Post-Hoc test, (p<0,05) sind die $\delta^{15}N$ im Frühling leichter als an den anderen Probenahme-Terminen (Anhang IV-6).

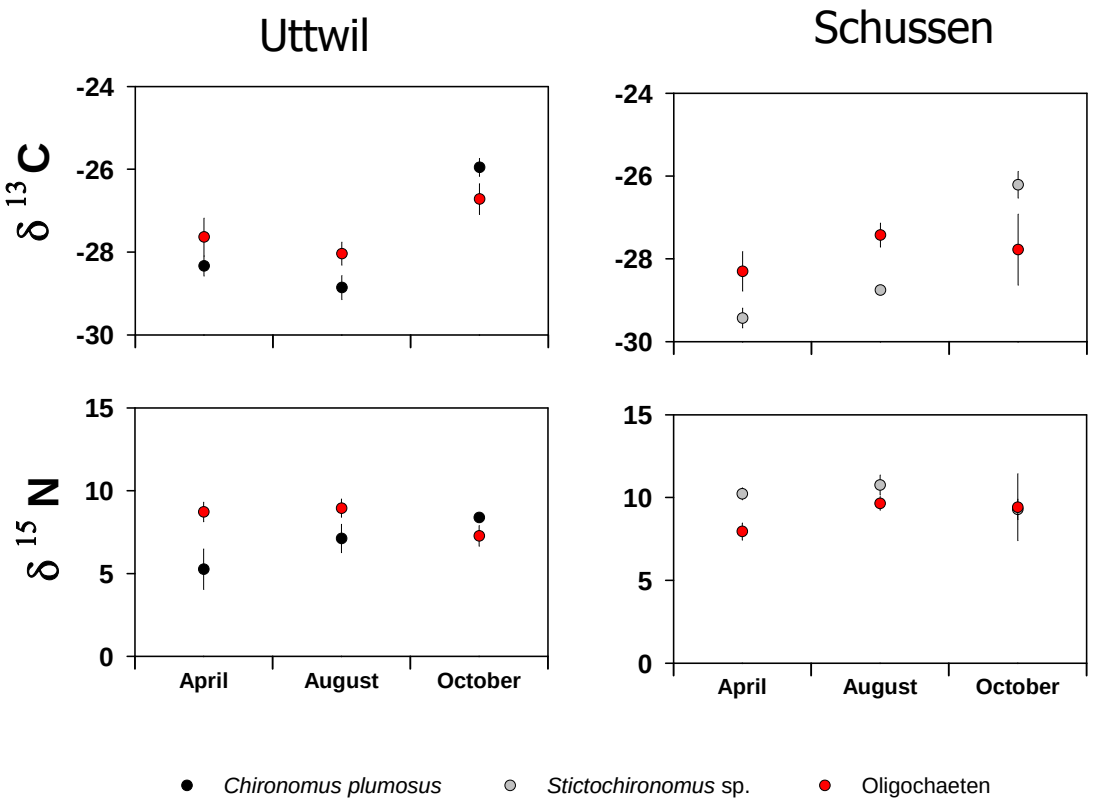


Abbildung IV-9: Zeitliche Variabilität der Kohlenstoff- und Stickstoffisotopensignaturen von *Chironomus plumosus* im Litoral vor Uttwil, von *Stictochironomus* sp. aus den Untersuchungsgebiet vor Schussen und Oligochaeten aus beiden Untersuchungstellen.

Tabelle IV-3: Stabile Isotope $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$- Gehalte aus Benthische Organismen von den Untersuchungsgebiet Uttwil [ohne Zufluss].

Proben Utwill	**Proben**	**Bestimmung**	**$\delta^{15}N/\delta^{14}N$ (‰)**	**$\delta^{13}C/\delta^{12}C$ (‰)**
Chironomidien	18/04/2005	*Microtendipes*	5,542	-28,720
Chironomidien	18/04/2005	*Microtendipes*	5,586	-28,330
Chironomidien	18/04/2005	*Chironomus plumosus*	6,127	-28,165
Chironomidien	18/04/2005	*Chironomus plumosus*	4,396	-28,506
Chironomidien	25/07/2005	*Chironomus plumosus*	6,950	-28,988
Chironomidien	25/07/2005	*Chironomus plumosus*	6,356	-28,524
Chironomidien	25/07/2005	*Chironomus plumosus*	8,045	-29,061
Chironomidien	25/07/2005	*Procladius(Tanyponidae)*	7,457	-30,638
Chironomidien	25/07/2005	*Procladius(Tanyponidae)*	7,582	-30,761
Chironomidien	10/10/2005	*Microtendipes*	8,541	-25,718
Chironomidien	10/10/2005	*Microtendipes Chloris*	8,179	-26,011
Chironomidien	10/10/2005	*Chironomus Plumosus*	8,098	-25,899
Chironomidien	10/10/2005	*Chironomus Plumosus*	8,645	-26,193
Chironomidien	10/10/2005	*Chironomus Plumosus*	8,401	-25,770
Chironomidien	10/10/2005	*Demicryptochironomus*	8,459	-25,704
Oligochaeten	18/04/2005	Oligochaeten	9,132	-27,462
Oligochaeten	18/04/2005	Oligochaeten	8,927	-27,192
Oligochaeten	18/04/2005	Oligochaeten	8,970	-27,650
Oligochaeten	18/04/2005	Oligochaeten	9,318	-27,153
Oligochaeten	18/04/2005	Oligochaeten	8,105	-28,188
Oligochaeten	18/04/2005	Oligochaeten	7,855	-28,174
Oligochaeten	25/07/2008	Oligochaeten	9,384	-27,623
Oligochaeten	25/07/2008	Oligochaeten	8,965	-28,153
Oligochaeten	25/07/2008	Oligochaeten	9,552	-27,866
Oligochaeten	25/07/2008	Oligochaeten	9,044	-27,951
Oligochaeten	25/07/2008	Oligochaeten	8,738	-28,273
Oligochaeten	25/07/2008	Oligochaeten	7,991	-28,367
Oligochaeten	10/10/2005	Oligochaeten	8,077	-26,280
Oligochaeten	10/10/2005	Oligochaeten	7,006	-26,757
Oligochaeten	10/10/2005	Oligochaeten	6,384	-26,835
Oligochaeten	10/10/2005	Oligochaeten	6,915	-26,271
Oligochaeten	10/10/2005	Oligochaeten	7,815	-27,163
Oligochaeten	10/10/2005	Oligochaeten	7,426	-27,007

Tabelle IV-4: Stabile Isotope $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$- Gehalte aus Benthische Organismen von den Untersuchungsgebiet.

Proben Schussen	**Proben**	**Bestimmung**	**$\delta^{15}N / \delta^{14}N$ (‰)**	**$\delta^{13}C / \delta^{12}C$ (‰)**
Chironomidien	18/04/2005	*Stictochironomus*	10,680	-29,039
Chironomidien	18/04/2005	*Stictochironomus*	10,192	-29,717
Chironomidien	18/04/2005	*Stictochironomus*	9,636	-29,458
Chironomidien	18/04/2005	*Stictochironomus*	10,033	-29,288
Chironomidien	18/04/2005	*Stictochironomus*	10,396	-29,514
Chironomidien	18/04/2005	*Stictochironomus*	10,393	-29,571
Chironomidien	18/04/2005	*Monodimesa*	11,176	-28,843
Chironomidien	18/04/2005	*Monodimesa*	11,355	-28,917
Chironomidien	25/07/2005	*Stictochironomus*	10,183	-28,743
Chironomidien	25/07/2005	*Stictochironomus*	10,695	-28,687
Chironomidien	25/07/2005	*Stictochironomus*	11,388	-28,837
Chironomidien	25/07/2005	*Paratrichocladius*	11,539	-29,385
Chironomidien	25/07/2005	*Paratrichocladius*	11,635	-29,092
Chironomidien	10/10/2005	*Stictochironomus*	9,805	-26,247
Chironomidien	10/10/2005	*Stictochironomus*	9,277	-25,780
Chironomidien	10/10/2005	*Stictochironomus*	9,632	-26,557
Chironomidien	10/10/2005	*Stictochironomus*	8,428	-26,265
Chironomidien	10/10/2005	*Cryptochironomus*	8,869	-27,010
Chironomidien	10/10/2005	*Cryptochironomus*	8,878	-26,962
Oligochaeten	18/04/2005	Oligochaeten	7,814	-27,737
Oligochaeten	18/04/2005	Oligochaeten	8,683	-27,929
Oligochaeten	18/04/2005	Oligochaeten	7,602	-28,747
Oligochaeten	18/04/2005	Oligochaeten	7,380	-28,288
Oligochaeten	18/04/2005	Oligochaeten	8,236	-28,807
Oligochaeten	25/07/2005	Oligochaeten	9,723	-27,621
Oligochaeten	25/07/2005	Oligochaeten	9,843	-27,105
Oligochaeten	25/07/2005	Oligochaeten	9,581	-27,057
Oligochaeten	25/07/2005	Oligochaeten	9,627	-27,600
Oligochaeten	25/07/2005	Oligochaeten	10,152	-27,419
Oligochaeten	25/07/2005	Oligochaeten	8,908	-27,757
Oligochaeten	10/10/2005	Oligochaeten	11,721	-27,166
Oligochaeten	10/10/2005	Oligochaeten	7,945	-27,408
Oligochaeten	10/10/2005	Oligochaeten	8,578	-28,757

3.2.3 Lebensgemeinschaften im litoralen Wasserkörper

Die Zooplanktonproben wurden an den beiden litoralen Stellen während der Sommerstagnation entnommen. Zur Messung der Stabilen Isotope wurden Einzelindividuen des Crustaceenplanktons beprobt (Tab. IV-2). Nach den Ergebnissen der Varianzanalyse sind die Mittelwerte der Isotopensignaturen von $\delta^{13}C$ (ANOVA, $F_{1,14}$= 1,77; p>0,05) der Zooplankter zwischen beiden litoralen Stellen nicht signifikant unterschiedlich (Anhang IV-7).

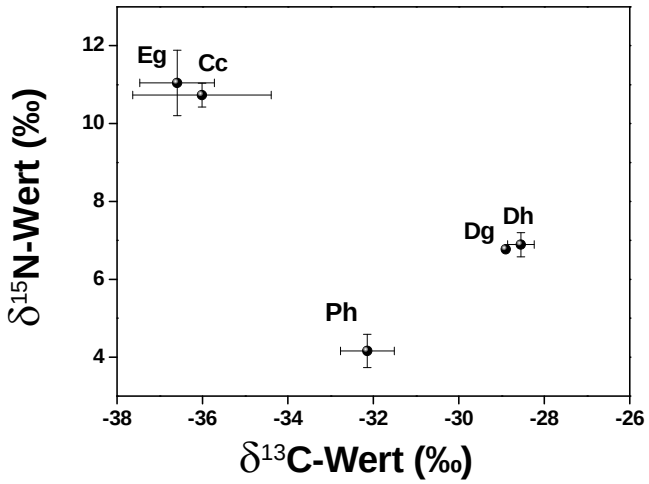


Abbildung IV-10: $\delta^{15}N$ und $\delta^{13}C$-Werte der maskierten Phytoplanktonprobe, sowie der Zooplantontaxa im Uttwil Litoral, Sommer 2005. Abkürzungen: Eg= *Eudiaptomus gracilis;* Cc=Cyclopide Copepode; Dh= *Daphnia hyalina* und Dg= *Daphnia galeata* und Ph= Sestonprobe.

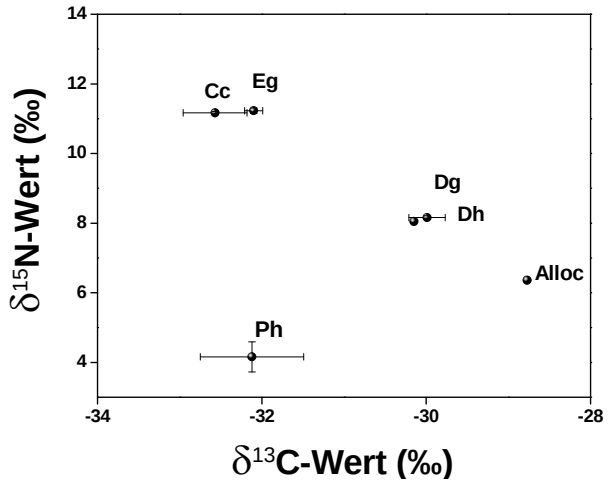


Abbildung IV-11: $\delta^{15}N$ und $\delta^{13}C$-Werte der Sestonproben, allochthonen Sinkstoffproben und der Zooplantontaxa im Schussen-Litoral, Sommer 2005. Abkürzungen Eg= *Eudiaptomus gracilis*; Cc=Cycloide Copepode; Dh= *Daphnia hyalina*; Dg=*Daphnia galeata;* Ph= Sestonprobe und Alloc= Sinkstoffe Juli 2005.

Die $\delta^{13}C$ (ANOVA, $F_{1,4}$ = 52,8; p<0,05) und $\delta^{15}N$-Werte (ANOVA, $F_{1,4}$= 387,8; p<0,05) der Daphnien zwischen beiden Litoral-Stellen sind signifikant verschieden (Anhang IV-7). Vor der Schussen zeigen *Daphnia hyalina* und *D. galeata* sehr ähnliche $\delta^{13}C$-Gehalte (-30 ‰). Somit ist das $\delta^{13}C$ der Daphnien schwerer als dasjenige des Phytoplanktons (-32,14 ‰) und leichter als das von terrestrischen Pflanzen (Abb. IV-11). Die Phytoplanktonsignaturen im Bodensee sind allerdings von Seston-Detritus maskiert (Straile & Voss, unveröffentlicht), das sich in der Regel durch weniger negative $\delta^{13}C$-Werte auszeichnet (Gu *et al.* 1994). Daneben zeigen die planktischen Cladocereen vor Uttwil sehr ähnliche $\delta^{13}C$-Werte von -29,18 bis -28,55 ‰, die somit schwerer sind als die der Daphnien vor der Schussen und ähnlich dem Signal von terrestrischen Pflanzen (28 ± 1‰ ; Peterson & Fry 1987, Leventhal 2004). Die $\delta^{13}C$-Werte sind allerdings leichter als die der autochthonen litoralen Makrophyten. Die $\delta^{15}N$-Werte der Daphnien sind im Vergleich mit dem Seston-Detritus und im Vergleich mit den Sinkstoffen des Schussen um 4 ‰ angereichert.

In den $\delta^{15}N$-Werte der cyclopoiden Copepoden (ANOVA, $F_{1,6}$ = 0,30; p>0,05) und von *Eudiaptomus gracilis* (ANOVA, $F_{1,4}$ = 0,09; p>0,05) zeigt sich kein signifikanter Unterschied zwischen den beiden Litoral-Stellen, sehr wohl jedoch im $\delta^{13}C$-Wert (ANOVA, $F_{1,6}$ = 24,4; p<0,05); (ANOVA, $F_{1,4}$ = 52,8; p<0,05). Die cyclopoiden Copepoden und *Eudiaptomus gracilis* zeigen an der Schussen mit einem $\delta^{13}C$ um -32‰ vergleichbare Werte wie das Phytoplankton. Daneben sind die cyclopoiden Copepoden und *Eudiaptomus gracilis* vor Uttwil leichter $\delta^{13}C$ von -36,50 ‰. Das reine Phytoplankton umfasst Werte von -41‰ (Gu *et al.* 1994). Die Differenzen beim $\delta^{15}N$ zwischen Daphnien und cyclopoiden Copepoden bzw. *Eudiaptomus gracilis* liegen um 4 ‰ (Abb. IV-10,11).

4 Diskussion

In der vorliegenden Studie wurde mit Hilfe von $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ die verschiedenen Kohlenstoffquellen unterschiedlicher Primärkonsumenten und die Nahrungsstrukturen im Litoral und im pelagischen Sublitoral des Bodensees ermittelt. Die stabilen Isotope von $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ sind sehr aussagekräftige Parameter zum Studium von Nahrungsketten bzw.- netzen in Gewässern (Cabana & Rasmussen 1996, France 1996, Van der Zanden & Rasmussen 1999, Post *et al.* 2000).

4.1 Biotische Strukturen der Flachwasserzone des Bodensees

Makropyhten sind ein wesentlicher Bestandteil von Litoralgebieten in Seen (Wetzel 2001), wobei im Bodensee-Obersee der Makrophytenbewuchs auf einzelne Standorte beschränkt ist. Makrophyten wurden in der Regel nicht direkt von den benthischen Herbivoren des Litorals vor Uttwil oder vor Schussen assimiliert. Einige Studien deuten darauf hin, dass die Makrophyten vor allem Vögeln und herbivoren Fischen als Nahrungsquelle dienen (Prejs 1984, Sondergaard *et al.* 1996, Körner 2001, Irfanullah & Moss 2004), andere zeigen auch, dass die Larve von *Acentria ephemerella* (Gross *et al.* 2001, Newman 2004, Miler 2008) sich von Makrophyten ernährt. Außerdem ist ihre Oberfläche ein Substrat für Epiphyten (Eriksson & Weisner 1996, Körner 1999) und Lebensraum der sich von diesen ernährenden Invertebraten.

4.1.1 Geröllbrandungszone vor Uttwil

Die $\delta^{13}C$ Isotopensignaturen von ± 25,96 ‰ der untersuchten Litoralbewohner der Geröllbrandungszone vor Uttwil weisen ähnliche Werte wie die der epiphytischen Algen mit ± 25,26 ‰ auf. Diese Ergebnisse sprechen dafür, dass sich die Makroinvertebraten wie *Gammarus roeseli, Bythinia tentaculata* und *Haemopis sanguisuga* an Stellen ohne Zufluss im wesentlichen von der Produktion der Epiphyten ernährt haben (Abb. IV-3,4; Tab. IV-1,2). Verschiedene Untersuchungen an stabilen Isotopen legen nahe, daß Epiphyten die Hauptnahrungsquelle für Primärkonsumenten in Litoralgebieten darstellen (Aberle *et al.* 2005, Hadwen & Bunn 2005, Peters *et al*. 2007). Die Algen des Epiphytons sind an Stellen mit geringen Einträgen von allochthonem Seston die autochthone Basis des litoralen Nahrungsnetzes. Die Dominanz der Epiphyten in der Diät von Makroinvertebraten wurde bereits mit Hilfe der $\delta^{13}C$ (Boutton 1991, Hecky & Hesslein 1995, France 1995, Trudeau & Ramussen 2003) und der $\delta^{15}N$-Signaturen (MacLeod & Barton 1998, Trudeau & Rasmussen 2003) in früheren Studien registriert.

Die δ^{15}N-Unterschiede bei Invertebraten und den ihnen als Nahrung dienenden Epiphyten zeigten eine Variation von 3,51 bis 4,24 ‰. Diese Abweichungen zwischen den Gehalten der Tiere und ihren Nahrungsquellen wurden in vielen Studien bestätigt, was für eine Direktverwertung in nur einer trophischen Stufe spricht (Minagawa & Wada 1984, Peterson & Fry 1987).

4.1.2 Geröllbrandungzone vor Schussen

Die δ^{13}C Isotopensignaturen der Organismen im Litoral der Schussenmündung weisen Werte von ±28,4‰ und ähneln damit den δ^{13}C-Werten der epiphytischen Algen (-28,33 ‰) und der allochthonen Sinkstoffe (-28,77 ‰) der Schussen (Abb. IV-3,5; Tab. IV-1,2). Das bedeutet, daß anhand der Isotopenverhältnisse nicht zwischen diesen beiden Nahrungsquellen unterschieden werden kann, jedoch wiesen frühere Studien darauf hin, dass die epiphytischen Algen eine wichtige Nahrungsquelle für litorale Herbivoren sind (Tokeshi 1986, Aberle *et al.* 2005, Peters *et al.* 2007). Der relative Anteil von autochthonen versus allochthonen Quellen in Nahrungsketten wurde bislang in verschiedenen Studien untersucht (Meili *et al.* 1996, Jones *et al.* 1998, Kritzberg *et al.* 2004, Carpenterle *et al.* 2005). Eine gemeinsame Einschränkung bei diesen Untersuchungen ist, daß bereits geringe Schwankungen der δ^{13}C-Werte innerhalb der Primärproduzenten dazu führen, dass man die ursprünglichen Nährstoffquellen nicht mehr genau identifizieren kann (Schiff *et al.* 1990, Cole *et al.* 2002).

Eine von France (1999) an humosen und borealen Seen vorgenommene Untersuchung zeigte, daß die δ^{13}C-Isotopensignale der Epiphyten jenen der Landpflanzen stark gleichen, wenn diese Gewässer einen hohen DOC-Gehalt aufweisen. Obwohl der Bodensee selber kein borealer oder huminstoffreicher See ist, weist das Schussenwasser erhöhte Werte an DOC auf. Die Sinkstoffe der Schussen haben mit einem Gehalt von 7-10 % an partikulärem organischem Kohlenstoff den größten organischen Anteil unter den Bodenseezuflüssen, der im Durchschnitt nur bei rund 2 % liegt (IGKB 2000).

Mit Hilfe der δ^{13}C Isotope konnte nicht eindeutig identifiziert werden, wovon sich die Organismen ernährt haben; ebenso weisen die δ^{15}N-Werte der zwei vermuteten Nahrungsquellen (Sinkstoffe im Sommer und Epiphyten) gleiche δ^{15}N-Werte um 6,30 ‰ auf (Tab. IV-1). Die δ^{15}N Unterschiede zwischen die Invertebraten *Bythinia tentanculata, Gammarus roeseli* und *Haemopis sanguisuga* und den ihnen als Nahrung dienenden Epiphyten oder allochthonen Sinkstoffen zeigten geringe Differenzen von 3,6 bis 4,0 ‰. Diese Abweichungen zwischen den Gehalten der Organismen und ihren vermuteten Nahrungsquellen wurden in vielen Studien bestätigt und würden für eine Direktverwertung auf trophischer Stufe sprechen (Minagawa & Wada 1984, Peterson & Fry 1987). An der Stelle Schussen fanden sich

im Pflanzenbereich auch die Invertebraten *Radix auricularia*, Trichoptera-Larven und Chironomidenlarven der Subfamilie Orthocladiinae, Gattungen Paratrichocladius und Paratanytarsus (Abb. IV-4). Bei diesen Invertebraten wurde jedoch eine etwas geringere Abweichung des δ^{15}N von der möglichen Nahrungsquelle registriert (von 2,5 bis 2,9 ‰). Diese niedrigere Anreicherung von δ^{15}N könnte darauf zurückzuführen sein, daß die Herbivoren sich von Komponenten ernähren, die komplex zusammengesetzte Biofilme bilden, die z.B. Algen, Bakterien, Mikrofauna und Polysaccharide beinhalten. Verdaubarkeit verschiedener Nahrungskomponenten und mikrobielle Aktivität beeinflussen die N-Fraktionierung. Mit verschiedenen Diäten durchgeführte Experimente haben gezeigt, dass sowohl bei Effizienz als auch Selektivität der Assimilierung von Proteinen, Kohlehydraten und Fetten Unterschiede bestehen (Gannes *et al.,* 1997). Frühere Untersuchungen berichten von einer δ^{15}N Fraktionierung bei unterschiedlicher Ernährung von benthischen Konsumenten, die je nach Diät von 0,7 bis 2,7 ‰ variieren können (Zah & Uehlinger 2001, Vanderklift & Ponsard 2003, Goedkoop *et al.* 2006), wobei die maximalen Schwankungen bei Herbivoren/Detrivoren beobachtet wurden (0,53 ‰; Vanderklift & Ponsard 2003). Die mikrobiellen Aktivitäten können somit Unterschiede in der Isotopen-Zusammensetzung verursachen (Mariotti *et al.* 1981, Macko & Estep 1984, Macko *et al.* 1987, Hoch *et al.* 1992). Es ist bekannt, daß Prozesse wie Mineralisierung, Nitrifizierung, Denitrifizierung und Assimilation die Isotopensignale von δ^{15}N-PIN nachhaltig beeinflussen können (Lehman *et al.* 2004) und daß eine niedrigere Anreicherung bei Herbivoren und Detrivoren mit deren Nahrungsaufnahme aus komplexen Biofilmen (s.o.) in Zusammenhang stehen könnte. Demnach wären solche durch mikrobielle Aktivitäten verursachte Interferenzen bei der Nahrungsverwertung an der Station Schussen stärker ausgeprägt als an der Station Uttwil. Direkte Belege für diese Hypothese liegen bislang aber nicht vor.

4.2 Benthische Lebensgemeinschaft und Stoffumsätze in litoralen See-Sedimenten

In litoralen Seesedimenten wurde eine wesentlich höhere räumliche Heterogenität der Kohlenstoffquellen als im pelagischen Wasserkörper erwartet (Sala & Güde 1993, Poremba & Hoppe 1995, Danovaro *et al.* 1999, Bergtold & Traunspurger 2004, Stoffels *et al.* 2005), da diese von zusätzlichen Kohlenstoffquellen gespeist werden, wie z.B. dem zusätzlichen Wachstum von autochthonen Makrophyten und Phytobenthos in den Uferzonen und dem Eintrag von Flussschwebstoffen (Den Heyer & Kalff 1998, Witthöft-Mühlmann *et al.* 2005). Dabei wurde erwartet, dass Benthosorganismen diese unterschiedlichen Kohlenstoffquellen auch in ihren δ^{13}C [‰] Signaturen widerspiegeln (Cabana & Rasmussen 1996, France 1996,

Van der Zanden & Rasmussen 1999, Post *et al.* 2000, Aitkenhead-Peterson *et al.* 2003, Bertilsson & Jones 2003).

Für die Isostopenmessungen wurden Chironomidenlarven und Oligochaeten ausgewählt. Diese Organismen wurden seit den ersten Untersuchungen am Bodensee als repräsentative Lebewesen der benthischen Lebensgemeinschaft angesehen (Zahner 1964, Probst 1987, Sauter 1995, Witthöft-Mühlmann 1996, 2007). Bei bisherigen Untersuchungen wurde im Bodensee ein Verteilungsbild mit hohen Abundanzen in zuflussnahen Tiefensedimenten und in sublitoralen Bereichen gefunden (Probst 1987, Witthöft-Mühlmann 1996, 2007). Demgegenüber wurden in zuflussfernen, tieferen Seezonen nur geringe Abundanzen angetroffen (Sauter 1995, Witthöft-Mühlmann 1996).

4.2.1 Taxaspezifissche Isotopensignaturen

Die δ^{13}C-Werte der Chironomiden *Chironomus plumosus, Demicryptochironomus* sp.*, Microtendipes* sp. und *Procladius* sp. aus dem Untersuchungsgebiet Uttwil unterscheiden sich signifikant (Abb. IV-6A). Daher wird erwartet, dass die untersuchten Larven sich entweder in ihrer Physiologie oder der Morphologie ihrer Röhren oder in ihrem Nahrugsspektrum so sehr unterscheiden, dass dies die Isotopenverhältnisse beeinflusst.

Dementsprechend haben Brundin (1974) und Wiedehorlm (1980) gezeigt, dass die Larven der Tribu Chironomini, wie *C. Plumosus* und *Demicryptochironomus sp.*, mit plumosen Organen, vorwiegend unter eutrophen Bedingungen gefunden wurden. Dabei haben Marziali *et al*. (2006) hingewisen, dass die Larven von *C. plumosus* und *Procladius* sp. besser an anaerobe Bedingungen angepasst sind als *Microtenpides* sp. Sowohl *C. plumosus* als auch *Procladius* sp. sind bei extrem niedrigen Sauerstoffkonzentrationen mehrere Monate überlebensfähig. Beide Spezies erreichen dies einserseits durch eine aussergewöhnlich hohe Sauerstoffaufnahmekapazität, andererseits durch eine Umstellung auf anaeroben Stoffwechsel in Kombinaton mit Diapause (Lindegaard 1995, Brodersen *et al.* 2004).

Vorhergehende Studien haben gezeigt, daß die Morphologie der Röhren von Chironomidenlarven Rückschlüsse auf ein charakteristisches Ernährungsverhalten zulässt. Größere Larven bauen auch längere Wohnröhren (Heinis *et al.* 1994), die in ihrem inneren eine proportional größere Oberfläche für eine entsprechende mikrobielle Besiedlung aufweisen. Grey *et al.* (2004b) und Kelly *et al.* (2004) haben vorgeschlagen, dass die δ^{13}C Differenzen bei *Chironomus plumosus* und *Chironomus anthracinus* in der Hauptsache auf die unterschiedlichen Larvengrößen zurückzuführen seien. Bisher wurden lediglich die Röhren von *C. plumosus* in dieser Hinsicht untersucht. Erkenntnisse über andere Spezies im Untersuchungsgebiet liegen noch nicht vor.

Eine weitere Möglichkeit besteht darin, dass ihre Diät sich unterscheidet (Jones *et al.* 2008) oder dass sie unterschiedliche Fraktionen von Phytoplankton-Detritus aufnehmen können, was eine Erklärung für die unterschiedlichen Isotopensignale sein könnte. Der $PO^{13}C$ aus Binnengewässern kann Werte von -34,4 bis -5,9 ‰ aufweisen (Vuorio *et al.* 2006). Die Chironomidenlarven können fünf Nahrunskategorien aufnehmen: Algen, Detritus und assoziierte Mikroorganismen, Makrophyten, Wildholz und wirbellose Tiere (Berg 1995). Die Larven der Subfamilie Chironominae: *Chironomus plumosus*, *Demicryptochironomus* sp., *Microtendipes* sp. sind Herbivor/detritivor, während *Procladius* sp. der Familie Tanypodinae Raubtiere sind (Berg 1995, Oliveira *et al.* 2003), die jedoch unter ungünstigen Bedingungen auch Detritus als Haupt-Nahrung nutzen können (Armitage *et al.* 1995).

Unterschiede im Isotopensignal von Chrironomiden wurden mittlerweile von veschiedenen Autoren (Kiyashko *et al.* 2001, Grey *et al.* 2004a, Jones & Grey 2004, Kohzu *et al.* 2004, Kelly *et al*. 2004, Jones *et al.* 2008) beobachtet und auf unterschiedliche Nahrung, Physiologie der Larven un der Morphologie ihrer Röhre zurückgeführt (Kelly *et al.* 2004). Eine Arbeit von Oliveira (2003) weist auf unterschiedliche, speziesabhängige Nahrungspräferenzen der Chironomidenlarven hin. Demnach assimiliert die Mehrzahl der Larven im Sediment des Tijuaca-Nationalparks in Brasilien Detritus, mit Ausnahme von Stenochironomus, der sich von Wurzelfragmenten ernährt. Jüngere Untersuchungen haben mit Hilfe von $\delta^{13}C$-Werten unterschiedliche Kohlenstoffquellen von verschiedenen Chironomidenarten festgestellt. Die Larven können laut einer experimentellen Untersuchung von Doi *et al.* (2006) selektiv Nahrung assimilieren. Auch in europäischen (Grey *et al.* 2004b, Jones & Grey 2004, Kelly *et al.* 2004) und asiatischen limnischen Gewässern (Kiyashko *et al.* 2001) wurden unterschiedliche Ernährungsweisen von Chironomidenlarven aufgezeigt (siehe auch Kapitel III).

Demgegenüber sind die Mittelwerte der $\delta^{13}C$ Signaturen der Chironomiden *Stictochironomus* sp., *Cryptochironomus* sp., *Monodiamesa* sp. und *Paratrichocladius* sp. aus dem Schussen Litoral nicht signifikant unterschiedlich (Abb. IV 6B; Tab. IV-4) und sprechen deshalb für ähnliche Nahrungsquellen dieser Arten.

4.2.2 Räumliche Variabilität des Makrozoobenthos an den zwei Litoral-Probestellen

Die $\delta^{13}C$-Signaturen von vorwiegend ca. -28 ‰ der benthischen Organismen des Bodensees der Oligochaeten und der Chironomiden *Chironomus plumosus* aus dem Untersuchungsgebiet Uttwil und die Chironomiden *Stictochironomus* sp. aus dem Schussen-Litoral sprechen dafür, dass diese sich in der Hauptsache von abbaubarem Kohlenstoff terrestrischer Pflanzen ernähren (Abb. IV-7) in der Schussen könnten auch die benthischen Organismen ephytische Algen als Nahrung bevorzugen, da wie bereits erwähnt die $\delta^{13}C$-Werte der Epiphyten im Bereich der terrestrischen Pflanzen liegen (Abb. IV-3). Die epiphytischen Algen wurden als wichtige

Nahrung für viele Chironomiden Taxa von Seengebieten in mehreren Studien benannt (Catteno 1983, Tokeshi 1986, Maasri *et al.* 2008).

Bei terrestrischen C3-Pflanzen wurden in früheren Untersuchungen δ^{13}C-werte um -28 ‰ registriert (Peterson & Fry 1987, Leventhal 2004). Der organische Kohlenstoff in der litoralen Nahrungskette stammt vor allem & an der Station Schussen aus Zuflüssen und an der Station Uttwill aus diffusen litoralen Quellen. In jedem Fall scheinen Einträge aus Falllaub einen hohen Anteil des mit dem Fluss eingetragenen organischen Kohlenstoffs darzustellen. Die meisten der organischen Substanzen in Flüssen mit bewaldeten Ufern bestehen aus terrestrischen Gefäßpflanzen (McCutchan *et al.* 2003), aus Kohlenstoff von terrestrischen Gefäßpflanzen in Partikelströmen (z. B. Laubstreu und Totholz) sowie gelöstem organischem Kohlenstoff (DOC). Etwa 26 % der Flussschwebstoffe der Schussen, die als allochthoner Detritus vom Fluss eingetragen werden (Schulz *et al.* 2001, Güde *et al*. 2004), erwiesen sich nach Kahkah (2001) als leicht abbaubares organisches Material.

Nach Berg (1995) zeigen wenige Spezies der Subfamilie Chirononminae, Tribu Chironomini ein selektives Nahrungsverhalten. In der Mehrzahl handelt es sich um Generalisten. Für die beiden Arten der Tribu Chironomini, die in unserer Studie untersucht wurden, wurden unterschiedliche Ernährungsweisen beschrieben. *Chironomus plumosus* wird in der Regel als „Filter Feeder" beschrieben, der in seiner Röhre sedimentierte Algenbiomasse verwertet. Daher wäre zu erwarten, dass die δ^{13}C-Werte von *C. plumosus* ähnlich wie die des Seston-POM liegen. In Zeiten niedriger Planktonverfügbakeit kann er jedoch auch zum „Deposit Feeder" werden (Johnson 1987, GreyDeines 2005). Eine variable δ^{13}C (-65 bis -30 ‰) aus kleinen und mittel-großen Seen in England legte Anteile von methanotrophen Bakterien, chemoautotrophen Bakterien und Phytoplankton in der Ernährung der Larven nahe (Grey & Deines 2005). Dagegen ernährt sich *Stictochironomus* sp. als „Deposit feeder" von Detritus (Heinis & Crommentuijn 1989), der sich um seine Wohnröhre ablagert, einer Mischnahrung also, die im Wesentlichen aus feinen Partikeln und assoziierten Mikroorganismen einschließlich Algen (Bott und Standley 2000) besteht. In einer Studie von Kiyashko *et al.* (2001) wurde von den stabilen Isotopenverhältnissen darauf geschlossen, dass *Stictochironomus* sp. im profundalen Schlamm und Sand im Tieflitoral des Biwa Sees (δ^{13}C-Werte von - 45,4 bis -23,0 ‰ und δ^{15}N-Werte von -1,3 bis 8,8 ‰), seinen Kohlenstoffbedarf sowohl aus Bakterien wie auch aus Detritus von photoautotrophen Organismen decken kann.

4.2.3 Jahreszeitliche Variationen der benthischen Nahrungsaufnahme

Durch ihre Speicherfunktion für Nährstoffe können die Flachwassersedimente die Wirkung kurz- und langfristiger Änderungen der externen Zuflussbelastung puffern. Somit verzögern sie auch die Wirkung von Schwankungen der flussbedingten Belastung auf den See (Güde *et al.* 2004).

Chironomidenlarven

Die vorliegende Studie hat gezeigt, dass Chironomiden der Gruppe *Stictochironomus* sp. in Schussen und *Chironomus plumosus* in Uttwil signifikante zeitliche Unterschiede in ihren Isotopenverhältnissen aufweisen (Abb. IV-7), was nahelegt, daß diese von Schwankungen der als Nahrung dienenden Kohlenstoffquellen bestimmt werden. Die δ^{13}C-Signaturen waren vom Frühling bis zum Sommer sehr homogen (± -28 ‰) und spiegeln die δ^{13}C-Werte von terrestrischen Pflanzen wieder, wobei die δ^{13}C-Werte der im Herbst entnommenen Proben deutlich schwerer waren (± -26 ‰) als bei Proben aus anderen Zeiträumen. Die Isotopenverhältnisse liegen im Herbst höher als die der terrestrischen Pflanzen und zeigen ähnliche δ^{13}C Signaturen wie die litoralen Makrophyten. Bei litoralen Makrophyten wurden δ^{13}C-Werte von ca -26 ‰ registriert (Gu *et al.* 1994, France 1995). Nach den Produktivitätsmaxima der Makrophyten im Sommer (Champion & Tanner 2000) beginnt die Zersetzung des organischen Materials. Diese organischen Reste werden zum Bestandteil des Seebodens, aus dem die benthischen Organismen ihren Nahrungsbedarf decken. In der Folge weisen *Stictochironomus* sp. und *Chironomus plumosus* im Herbst erhöhte Anteile der Isotopenmuster der aufgenommenen Pflanzengewebe auf. Witthöft-Mühlmann (1996, 2005) hat festgestellt, dass die benthischen Organismen der Schussenmündung die Makrophytenreste verwerten. Kornijów *et al.* (1995) hat experimentell nachgewiesen, dass Makrophyten vorwiegend erst nach dem Absterben konsumiert und verdaut werden. Ähnliches gilt auch für filamentöse Algen und terrestrische Pflanzen.

Vergleichende Untersuchungen ergaben, dass in der Flachwasserzone die flächenspezifische Produktivität der Makrophyten und des Phytobenthos im Vergleich zu der des Phytoplanktons eine geringere Bedeutung hat (Güde *et al.* 2004). Die Anteile der verschiedenen Vegatationstypen des Litorals weisen jedoch jahreszeitliche Schwankungen bei der Produktion von organischem Material auf (Barrat-Segretain 1996, Champion & Tanner 2000, Güde *et al.* 2004). Während Makrophyten nur in den Sommermonaten produktiv sind (Juni-August), liegen die Produktionsmaxima des Phytobenthos im Frühjahr und während des Winters, und die des Phytoplanktons vom späten Frühjahr bis Herbst (Güde *et al.* 2004).

Die jahreszeitlichen Schwankungen der in dieser Untersuchung verwendeten δ^{13}C Signaturen unterscheiden sich teilweise signifikant von den Werten, die Grey *et al.* (2004a) ermittelt haben.

In diesen Studien wurde beobachtet, daß die Larven von *Chironomus plumosus* im Flachwassersediment grösserer Binnenseen im Frühjahr schwerere (-30 ‰) und im Sommer leichtere (-40 ‰) $\delta^{13}C$ aufwiesen. Nach Grey *et al.* (2004a) würden sich diese Larven demnach im Frühjahr von maskiertem Phytoplankton und von MOB im Sommer ernähren. Hingegen wurden bei mikroskopischen Analyse der Darminhalte von *Chironomus plumosus* in mesotropen Seen Erken jahreszeitliche Schwankungen nachgewiesen, die mit Änderungen des Lebenszyklus und der damit verbundenen Nahrungsaufnahme in Zusammenhang gebracht werden können. *Chironomus plumosus* greift bei seiner Ernährung vorwiegend auf Detritus zu, jedoch konnte im Frühjahr während der Phytoplanktonblüte eine Bevorzugung von Algen beobachtet werden (Johnson 1987).

Oligochaeten

Nach wie vor ist nicht eindeutig geklärt, wovon Oligochaeten sich ernähren. In einer Reihe von Arbeiten wird eine Abhängigkeit der Oligochaetendichte vom organischen Kohlenstoffgehalt der Sedimente angenommen (Brinkhurst 1964, Zahner 1964, Howmiller & Scott 1977, Wagner 1968, Probst 1987, Witthöft-Mühlmann 1996, Junkins *et al.* 2006). Die meisten Arten nutzen das reichliche Angebot an organischem Material als Suspensionsfresser und als selektive Substratfresser (Witthöft-Mühlmann 1996, Hansen & Josefson 2004).

Die Oligochaeten an beiden Probenahmestellen zeigen insgesamt recht ähnliche Bereiche in den $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ isotop-Signaturen (Abb. IV-8). An der Station Schussen zeigten jedoch die vorhandenen Oligochaeten keinerlei zeitliche Änderung ihrer Isotopenverhältnisse. Die $\delta^{13}C$-Signaturen der Oligochaeten weisen zu jedem Zeitraum Werte in der Nähe von -28 ‰ auf. Das spricht dafür, dass diese offenbar nicht nahrungsselektiven Organismen durchgehend die stets vorhandenen $\delta^{13}C$-allochthonen Kohlenstoffquellen der Sedimente konsumierten. In dem Gebiet der Schussen wurden hohe Einträge aus allochthonem organischem Material in den Sedimenten beobachtet (Witthöft-Mühlmann 1996). Deren Sedimentation stellt sich somit als potentiell wichtiger Versorgungsweg für die Nahrung der tierischen Sedimentbewohner dar (Davis 1974, Robbins *et al.* 1989).

Die untersuchten Oligochaeten aus dem Litoral bei Uttwil zeigten dagegen jahreszeitliche Schwankungen in ihren Nahrungsgewohnheiten (Abb. IV-9). Da die $\delta^{13}C$ Signaturen im Herbst (-26,7 ‰) deutlich unter denen der Zuflüsse liegen, scheinen sich die Oligochaeten zu dieser Zeit (wie die Chironomidenlarven) in erster Linie von organischen Makrophytenresten zu ernähren. Für die litoralen Makrophyten wurden $\delta^{13}C$-Werte von ca. -26 ‰ ermittelt (Gu *et al.* 1994, France 1995), (siehe vorher).

4.2.4 Die δ^{15}N-Werte der benthischen Lebensgemeinschafft

Innerhalb der vorliegenden Arbeit war es weder möglich, δ^{15}N aus diffusen litoralen Quellen noch aus Makrophyten-Detritus zu identifizieren. Aus diesem Grunde konnten die trophischen Stufen der benthischen Organismen mit ihrer Nahrung im Herbst an der Entnahmestelle Schussen und zu allen anderen Zeitpunkten an der Stelle Uttwil nicht verglichen werden.

Die δ^{15}N-Werte der Epiphyten und der allochthonen Sinkstoffe aus dem Schussengebiet weisen von Frühling bis Sommer Werte um 6 ‰ auf (Tab. IV-1). Nach Lindau (1997) entsprechen die δ^{15}N-Werte von 3 bis 9 ‰ dem im Boden gebundenen organischen Stickstoff.

Während die in den litoralen Sedimenten in Mündungsnähe der Schussen vorkommenden Chironomidenlarven während des gesamten Untersuchungsverlaufs eine Differenz von 3,5 bis 5,6 ‰ δ^{15}N zu ihrer Nahrungsquelle aufwiesen (organischer Detritus terrestrischen Ursprungs oder epiphyten Algen), wurden bei den anwesenden Oligochaeten Variationen von 1,4 bis 5,7 ‰ δ^{15}N beobachtet (Abb. IV-8), was wiederum auf eine Anreicherung des Stickstoffisotops vom Frühjahr bis in den Sommer hinein schliessen lässt. Diese Ergebnisse gaben zu der Überlegung Anlass, dass eine solche Anreicherung auf eine verstärkte bakterielle Aktivität in den Sedimenten hinweisen könnte. Es ist bekannt, daß Prozesse wie Mineralisierung, Nitrifizierung, Denitrifizierung und Assimilation die Isotopensignale von δ^{15}N-PIN nachhaltig beeinflussen können (Lehman *et al.* 2004); bereits in der Wassersäule kann das δ^{15}N-PIN Signal aufgrund mikrobieller Aktivität modifiziert werden (Grey *et al.* 2001). Die mit der Nitrat- oder Ammoniumbindung durch Mikroben assoziierte Stickstoff-Fraktionierung liegt in einem Bereich von -10 bis -20 ‰ (Macko *et al.* 1987, Hoch *et al.* 1992), während Nitrifizierung und De-Nitrifizierung zu einer noch wesentlich stärkeren Abnahme bei δ^{15}N führen (Mariotti *et al.* 1981). De-Aminiierung kann sowohl zu positiver wie auch negativer Fraktionierung des Stickstoffs in einem Bereich von -13 bis -22 ‰ führen, je nach der bevorzugten Nutzung von Aminosäuren als Substrat für die bakterielle Besiedlung (Macko & Estep 1984).

4.3 Lebensgemeinschaften und Stoffumsätze im litoralen Wasserkörper

Im Vergleich zum Zeitpunkt der Phytoplankton-Blüte im Frühjahr, bei dem eine hohe Diversität der Zooplankter registriert wurde (Straile & Voss, unveröffentlicht), wurden im Sommer an beiden Untersuchungsgebieten überwiegend Copepoden gefunden. Nach den Ergebnissen der Varianzanalyse sind die Mittelwerte der Isotopensignaturen von δ^{13}C der Zooplankter zwischen beiden litoralen Stellen nicht signifikant unterschiedlich, jedoch wurden signifikante Differenzen einzelner Zooplanktontaxa zwischen den Untersuchungstelle registriert.

Bezogen auf die Fragestellung, ob in der Nahrungsaufnahme des passiv verfrachteten Zooplanktons ein Einfluss lokaler allochthoner oder litoral-autochthoner Einträge nachgewiesen werden kann, müssen zudem die zeitlichen und räumlichen Skalen der Nährstoffaufnahme beachtet werden, da die horizontale Verfrachtung von Wasserkörpern und damit auch Plankton leicht mehrere Kilometer pro Tag betragen kann, und die entnommenen Tiere andererseits ein zeitliches Integral der Nahrungsaufnahme über mehrere Tage darstellen (Fry 2006). Dennoch wurde an beiden litoralen Probestellen bei Messungen von dort entnommenen filtrierenden Daphnien eine Aufnahme von Material mit signifikant schwereren δ^{13}C- Gehalten als die des pelagischen Sestons (maskiertes Phytoplankton). Das weist auf einen dort gegenüber dem Pelagial erhöhten Beitrag von allochthonem POC bzw. Epiphyten zur Nahrung der Daphnien hin. Demgegenüber zeigten die aus dem Pelagial an der Seemitte entnommenen Daphnien deutlich leichtere δ^{13}C-Gehalte von ca. -36 ‰ (Tab. III-2), die weitgehend mit den Gehalten des maskierten Phytoplanktons übereinstimmten. Das würde dafür sprechen, dass die Isotopensignaturen der Daphnien trotz ihrer potentiell großräumigen passiven Verfrachtung auch die jeweils lokalen Verhältnisse widerspiegeln. Die litoralen Sedimente werden durch Wellengang und Strömungen in der Litoralzone ständig intensiv durchmischt, und unterliegen deshalb auch einer erhöhten Resuspension (Güde *et al.* 2004). Auf diese Weise gelangt auch schon abgelagerter organischer Detritus und Epiphyten wiederholt in die Wassersäule und steht somit dort potenziell auch als zusätzliche Nahrungsquelle für filtrierende Daphnien zur Verfügung.

Obwohl auch für die Stelle Uttwil allochthone Einträge in Frage kommen, sollte der allochthone Einfluss vor Uttwil deutlich geringer sein als an der Schussen, trotzdem weisen auch die δ^{13}C-Werte der Cladoceren *Daphnia hyalina* und *D. galeata* (-28,54 ‰) ähnliche Signaturen wie terrestrisches Material und Epiphyten auf. Demgegenüber zeigen *Daphnia hyalina* und *D. galeata* im Mündungsgebiet der Schussen δ^{13}C-Werte von -30 ‰. Somit ist dort das δ^{13}C-Verhältnis der Daphnien schwerer als dasjenige des maskierten Phytoplanktons (-32,14 ‰) und leichter als das der terrestrischen Pflanzen (-28,77 ‰) und der Epiphyten. Für die filtrierenden Cladoceren ist auch bekannt, dass sie neben Algen auch Bakteriennahrung aufnehmen und so indirekt auch einen erhöhten Detritusanteil an der Nahrung haben können (Degans & De Meesters 2002, Ghidini *et al.* 2009).

Die δ^{13}C der cyclopoiden Copepoden und von *Eudiaptomus gracilis* zeigen signifikante Unterschiede an beiden Litoral-Stellen. Die δ^{13}C-Copepoden im Litoral vor Uttwil (-36,02 ‰) erhalten einen höheren Anteil des reinen Phytoplanktons (Abb. IV-10). Das reine Phytoplankton weist Werte um - 41 ‰ (Gu *et al.* 1994). Dagegen weist das Isotopenverhältnis der Copepoden im Mündungsgebiet der Schussen (-32,26 ‰) auf eine Ernährung von Detritus- maskiertem Phytoplankton hin (Abb. IV-11).

In einer früheren Untersuchung wurde im Randbereich Schussen-Fahne an der Mündung eine erhöhte Nährstoffaufnahme des Phytoplanktons nachgewiesen sowie eine erhöhte Chlorophyll-Konzentration gemessen (H. Güde und T. Heege, unpubliziert bzw. pers. Kommunikation). In nährstoffreichen Gewässern kann u.a. ein starkes Wachstum des Phytoplanktons beobachtet werden (Jones *et al.* 1998). Unter diesen Umständen ist es wenig erstaunlich, dass die anwesenden Copedoden sich vorwiegend und die Daphnien teilweise von autochthonem Phytoplankton ernährten. Copepoden sind sehr selektive Fresser und können sehr selektiv Phytoplankton, Ciliaten, Rotatorien oder kleine Daphnien aufnehmen (pers. Komm. Straile).

In Seen mit niedrigerer Produktivität dominiert Detritus. Folglich überwiegen die Isotopensignale aus allochthonem Material, und zwar nicht nur in POM: sie können auch gut über die Nahrungskette verfolgt werden, wie dies z.B. im oligotrophen Loch Ness von Jones *et al.* (1998) und in anderen kleineren Seen mit hohem Humuseintrag von Meili *et al.* (1996) beobachtet werden konnte. Die δ^{13}C-Signale des Zooplankton unterliegen im Loch Ness einer jahreszeitlichen Schwankung. Im Sommer liegt der Kohlenstoff hauptsächlich als Derivat der Primärproduktion vor, während im Winter Kohlenstoff aus allochthonen Quellen überwiegt.

Bei Probenentnahmen im Sommer wurde beobachtet, daß die δ^{15}N-Signaturen der Copepoden sich signifikant von denen beider Daphnien-Spezies (*Daphnia hyalina* und *D. galeata*) unterscheiden (Abb. IV-10,11). Dies weist auf zwei unterschiedliche trophische Ebenen bei Planktoncrustaceen während der Vegetationsperiode hin. Zwei trophische Ebenen im Sommer und nur eine im Winter wurde auch anhand von Modellen des Kohlenstoffkreislaufs im Pelagial des Bodensee beschrieben (Straile 1998). Die Anreicherung von δ^{15}N in Crustaceen des Zooplanktons ist ein Hinweis darauf, dass Arten bei denen eine pflanzliche Ernährung angenommen wurde (z.B. beim calanoiden Copepoden *Eudiaptomus*) war, im Sommer tierische Nahrung bevorzugen. Nach Straile & Voss (unveröffentlicht) ist die δ^{15}N Anreicherung der Copepoden im Vergleich zu den Daphnien durch eine ciliatenreiche Diät erklärbar. Für diese wurde auch gezeigt dass sie einen wichtigen Bestandteil der Nahrungskette im Bodensee-Pelagial darstellen (Straile 1998). Im Gegensatz dazu führt Meili *et al.* (1996) die unterschiedlichen δ^{15}N-Werte in Copepoden eher auf die variierenden Nährstoffe als auf eine trophische Interaktion zurück. Verschiedene Untersuchungen an calanoiden Copepode wie *Diaptomus kenai, Diaptomus pallidus* und *Acanthodiaptomus denticornis*, die aufgrund ihrer Mundwerkzeuge als herbivoren klassifiziert wurden (Chapman 1982) haben gezeigt, daß unter Laborbedingungen Ciliaten und Rotiferen als Nahrungsquelle bevorzugt werden (Williamson & Butler 1986, Hartmann *et al.* 1993). Weiterhin haben Feld- und Laborversuche bestätigt, daß in der Tat *Eudiaptomus* im Bodensee Ciliaten und Algen als Nahrung aufnimmt (Ehret 2000).

4.4 Randkompartiment der Flachwasserzone

Es wurden auch an beiden sublitoralen Probestellen Kolonien von *Dreissena polymorpha* gefunden (Abb. IV- 4,5). Diese Organismen lassen sich nicht nur auf eine Lebensgemeinschaft oder ein Habitat begrenzen. *Dreissena polymorpha* weist mit einem δ^{13}C-Werte von circa -34,90 ‰ die leichteste Signatur aller Litoralmessungen auf. Diese ist ähnlich den δ^{13}C-Werten des maskierten Phytoplanktons im Bodensee (δ^{13}C=-32,14 ‰). Zu erklären ist dies damit, dass es sich um eine filtrierende Molluske handelt, die sich vom autochthonen Phytoplankton des Pelagials des Bodensees ernährt. *Dreissena* wies eine Differenz von ca. 2 ‰ δ^{15}N zu seiner Nahrungsquelle, dem autochthonen Phytoplankton, auf. Diese niedrige Anreicherung des δ^{15}N kann mit dem Exkretionsmechanismus in Zusammenhang gebracht werden. Mollusken scheiden vorwiegend Ammoniak aus. Ammonotelische Lebewesen zeigen in der Regel eine geringere Anreicherung des δ^{15}N als ureotelische Organismen (Vanderklift & Ponsard 2003). Die Kolonien von *Dreissena polymorpha* weisen an beiden Litoralstellen leichtere δ^{13}C-Signaturen auf als die Daphnien, möglicherweise deshalb, weil *Dreissena polymorpha* längerlebig ist als die Daphnien und so das Isotopensignal über einen längeren Zeitraum integriert (pers. Komm. Straile). Der Zeitraum hängt vom Turnover der Biomasse ab, also je nach Organismus zwischen Tagen (z.b. Einzeller), Wochen (z.B. Crustaceenplankton) und Monaten (z.B. Vertebraten) (Fry 2006).

4.5 Zusammenfassung

In **Kapitel IV** wurden mit Hilfe von δ^{13}C die verschiedenen Kohlenstoffquellen unterschiedlicher Primärkonsumenten ermittelt. An beiden Messpunkten konnte festgestellt werden, daß die epiphytischen Algen die überwiegende autochthone Basis des litoralen Nahrungsnetzes der Geröllbrandungzone des Bodensees sind. Gleichwohl könnten vor allem an der Schussenmündung auch allochthone Sinkstoffe eine mögliche Nahrungsquelle darstellen. Die δ^{13}C-Signaturen von ca. -28 ‰ der benthischen Litoralen Organismen des Bodensees sprechen dafür, dass diese sich in der Hauptsache von abbaubarem Kohlenstoff terrestrischen Ursprungs ernähren, jedoch könnten in der Schussen die benthischen Organismen auch ephytische Algen als Nahrung bevorzugen. Mit Hilfe des stabilen Isotops δ^{13}C konnte auch nachgewiesen werden, dass allochthone organische Flußschwebstoffe direkt in das benthische litorale Nahrungsnetz aufgenommen werden können. Eine Aufnahme von allochthonem δ^{13}C aus dem Detritus in das pelagische Nahrungsnetz wurde bei Messungen in planktischen Crustaceen im Litoral des Bodensees im Sommer registriert, die vor allem durch Filtration detritusabbauender Bakterien erklärt werden könnte. Dies zeigt sich an beiden untersuchten Stellen, wo die δ^{13}C-Werte der Daphnien-Spezies (*Daphnia hyalina und D. galeata*) ähnliche Signaturen wie terrestrisches Material aufweisen. Daneben zeigen die δ^{13}C der cyclopoiden Copepoden und von

Eudiaptomus gracilis, dass sich die Copepoden hauptsächlich von Detritus- maskiertem Phytoplankton ernähren. An beiden sublitoralen Probestellen lebende Kolonien von *Dreissena polymorpha* weisen mit einem δ^{13}C-Wert von circa -34,90 ‰ leichtere Signatur auf. Zu erklären ist dies damit, dass es sich um eine filtrierende Molluske handelt, die sich vom autochthonen Phytoplankton des Pelagials des Bodensees ernährt.

Anhand von Messungen des Isotops δ^{15}N wurden die Nahrungsstrukturen im Litoral und im pelagischen Sublitoral des Bodensees untersucht. Die meisten Makroinvertebraten zeigten in beiden Litoralen nur geringe δ^{15}N-Differenzen (ca. 4 ‰) zu den Werten ihrer potentiellen Nahrung. Diese Abweichungen zwischen den Gehalten der Tiere und der vermuteten Nahrungsquelle wurden in vielen Studien bestätigt und würden für eine Direktverwertung in einer trophischen Stufe sprechen, jedoch fanden sich an der Station Schussen auch bei Herbivoren/Detritivoren etwas geringere Abweichungen des δ^{15}N (von 2,5 bis 2,9 ‰), was durch mikrobielle Aktivitäten verursacht sein könnte. Bei den sedimentbewohnenden Oligochaeten und Chironomidenlarven wurden δ^{15}N Variationen im Schussen- Gebiet (3,5 bis 5,6 ‰) und bei Uttwil (1,4 bis 5,7 ‰) beobachtet. Die Anreicherung könnte auf eine verstärkte bakterielle Aktivität in den Sedimenten hinweisen. Daneben wies auch der Sedimentbewohner *Dreissena* eine Differenz von ca. 2 ‰ δ^{15}N zu seiner Nahrungsquelle, dem autochthonen Phytoplankton, auf. Diese niedrige Anreicherung des δ^{15}N kann mit dem Exkretionsmechanismus in Zusammenhang gebracht werden. Bei pelagischen Probenentnahmen im Sommer wurde beobachtet, daß die δ^{15}N-Signaturen der Copepoden sich signifikant von denen beider Daphnien unterscheiden. Dies weist auf zwei unterschiedliche trophische Ebenen bei Planktoncrustaceen während der Vegetationsperiode hin.

V Zusammenfassung

Im Rahmen des in den Jahren 2003-2006 durchgeführten Vorhabens „Bodensee-Untersuchung Seeboden“ (BUS) der Internationalen Gewässerschutzkomission (IGKB) wurden Sedimente im Bodensee-Obersee eingehend untersucht. Chemische, sedimentologische und biologische Parameter wurden dabei räumlich und zeitlich aufgelöst intensiv analysiert. In der vorliegenden Arbeit wird als Teil dieses BUS-Projektes der Beitrag organischer Sedimentation aus allochthonen Quellen mit dem aus autochthoner Primärproduktion anhand der Untersuchung von in Sedimentfallen aufgefangenen sedimentierenden Materials verglichen. Zusätzlich wird die Nutzung autochthoner und allochhtoner organischer Nahrungsquellen für die biotischen Gemeinschaften im See mittels Analyse der stabilen Isotopen $\delta^{15}N$ und $\delta^{13}C$ in ausgewählten Vertretern von See-Organismen untersucht.

Die Verwendung des stabilen Kohlenstoffisotops $\delta^{13}C$ als Marker in sedimentierenden organischen Substanzen (sPOM) erlaubte eine qualitative Bestimmung des Beitrags von Algen und terrestrischen POC-Quellen an zwei verschiedenen profundalen Probenstellen des Bodensees **(Kapitel II)**. Diese waren m Untersuchungsprogramm BUS (IGKB 2009) als Referenzen für autochthon (FG) und allochthon (WH) dominierte Zonen ausgewiesen worden. Der Anteil von allochthonem POC im Bodensee ist deutlich an der Probenstelle WH (zuflussnah) sichtbar, wo die $\delta^{13}C$-Werte im Mittel bei -29,33 ‰ liegen, die $\delta^{13}C$- Gehalte von -28 ± 1 ‰ sind typisch für terrestrische Pflanzen (Peterson & Fry 1987, Leventhal 2004). Diese allochthonen Beiträge von sPOM unterliegen jahreszeitlichen Schwankungen. Demgegenüber waren die Proben an der zuflussfernen Probenstellle mit im Mittel -31,31 ‰ signifikant schwerer und lagen näher an den für“maskiertes“ Phytoplankton festgestellten Werten.

Die gefundenen Sedimentationsraten für Chlorophyll (als Maß für Algenbiomasse) sprechen dafür, dass der aus autochthoner Produktion stammende Teil der organischen Zufuhr zum Sediment, unabhängig von den allochthonen Einflüssen, seeweit qualitativ und quantitativ in vergleichbaren zeitlichen Mustern und Größenordnungen abläuft. Dagegen wurde an der zuflussnahen Stelle (WH) eine erhöhte allochthone mineralische und organische Sedimentation festgestellt. In deutlich geringerem Maße sedimentiert auch an der zuflussfernen Station (FG) allochthones Seston, vor allem in Zeiten niedriger Primärproduktivität und nach Hochwasser-Ereignissen.

Zusätzlich zeigen die Ergebnisse nur geringe Unterschiede der $\delta^{15}N$-Werte zwischen den beiden Entnahmestellen. Ungeachtet dessen zeigten die Isotopensignale des $\delta^{15}N$ in beiden untersuchten

Tiefwasserzonen des Bodensees jahreszeitliche Schwankungen. Bei hohen Konzentrationen von *Chlorophyll a* wurden im sedimentierenden Material niedrigere Werte (FG = ± 5,49 ‰; WH = ± 4,77 ‰) gefunden, was ein Hinweis darauf ist, daß im Frühjahr und Sommer der Beitrag des neu gebildeten autochthonen organischen Materials (Phytoplankton) mit niedrigerem $\delta^{15}N$ (2 bis 7 ‰) überwiegt. Das mengenmäßig viel weniger ins Gewicht fallende Wintermaterial besteht dagegen vorwiegend aus schwerem zersetztem organischem Material. Häufig wird angenommen, dass die Umsetzung des organischen Flusssestons zu einer Erhöhung der $\delta^{15}N$ Signaturen führt (Saino & Hattori 1987, Owens & Law 1989, Bernasconi *et al.* 1997, Adams & Sterner 2000).

Zusammenfassend sprechen die in **Kapitel III** erhaltenen Ergebnisse dafür, dass ein beträchtlicher Teil des allochthon sedimentierenden POC biologisch verfügbar und nicht wie häufig angenommen eher refraktärer Natur ist (McKnight & Aiken 1998). Eine erhöhte allochthone Zufuhr von POM führt zu erhöhten mikrobiellen Aktivitäten in den Sedimenten und damit zu dort stark erhöhter Sauerstoffzehrung in der Sediment-Wasser-Grenzschicht. Von dem sPOM wird ein großer Teil biogen in Methan umgesetzt, welches danach durch methanoxidierende Bakterien (MOB) wieder für das Nahrungsnetz verfügbar gemacht wird. Über detritivore tierische Organismen mit hoher Toleranz gegenüber Sauerstoffdefiziten (va. Oligochaeten und Chironomidenlarven) wird die erhöhte heterotrophe mikrobielle Produktion verwertet und der Aufbau hoher Bestandsdichten dieser Tiere ermöglicht. Auf diesem indirekten Weg über die Ernährung von methanoxidierenden Bakterien kann auch die Zufuhr allochthonen „schweren“ Kohlenstoffs bei den Organismen zu den an Stelle WH gefundenen „leichteren“ Signaturen führen. In diesem Sinne würden die Befunde dafür sprechen, dass sich die Chironomidenlarven überwiegend und die Oligochaeten teilweise direkt oder indirekt von methanoxidierenden Bakterien ernähren.

Die Messungen der $\delta^{15}N$-Werte von Chironomiden und Oligochaeten an Stellen mit einem reichhaltigen Angebot von organischem Material und damit auch höherer Methanproduktion weisen darauf hin, daß die Nahrungsverwertung von MOB zu einer entsprechenden Erniedrigung der $\delta^{13}C$- und der $\delta^{15}N$-Werte führen kann (Jones & Grey 2004, Kiyashko *et al.* 2001, Goedkoop *et al.* 2006). Deswegen weist das Makrozoobenthos an der Station (WH) leichtere $\delta^{15}N$-Signaturen auf als das Makrozoobenthos an der Entnahmestelle mit geringen methanogenen Aktivitäten. Die mikrobiellen Aktivitäten können Unterschiede in der Isotopen-Zusammensetzung, insbesondere $\delta^{15}N$ verursachen. Dies kann wiederum Fehler in der Interpretation der trophischen Zuordnung benthischer Organismen verursachen. $\delta^{15}N$ ist daher für die Untersuchung der Quellen ein gutes ergänzendes Werkzeug, aber es eignet sich weniger gut, um die Struktur des bentischen Nahrungnetzes zu analysieren.

Schließlich verweisen die Ergebnisse auch auf die Notwendigkeit, daß für die ökologische Zustandsbewertung stehender Gewässer neben Trophiegradienten allochthone Einflüsse ebenso mit berücksichtigt werden sollten.

In **Kapitel IV** wurden die δ^{13}C-Werte verschiedener Kohlenstoffquellen unterschiedlicher Primärkonsumenten des Litorals ermittelt. Messungen des Isotops δ^{15}N sollten darüber hinaus Informationen zu Nahrungsstrukturen im Litoral und im pelagischen Sublitoral des Bodensees erbringen. Sowohl an der zuflussfernen als auch der zuflussnahen Untersuchungsstelle konnte festgestellt werden, daß epiphytische Algen die überwiegende autochthone Basis des litoralen Nahrungsnetzes der Geröllbrandungzone des Bodensees sind. Gleichwohl könnten vor allem an der Schussenmündung auch allochthone Einträge eine mögliche Nahrungsquelle darstellen. Eine Aufnahme von allochthonem δ^{13}C aus dem Detritus in das pelagische Nahrungsnetz wurde bei Messungen in planktischen filtrierenden Cladoceren (*Daphnia hyalina* und *D. galeata*) im Litoral des Bodensees im Sommer festgestellt, die vor allem durch Filtration detritusabbauender Bakterien erklärt werden könnte. Demgegenüber zeigen die δ^{13}C-Werte der cyclopoiden Copepoden und von *Eudiaptomus gracilis*, dass sich die Copepoden hauptsächlich von detritus-maskiertem Phytoplankton ernähren. Auch die an beiden sublitoralen Probestellen lebenden Kolonien von *Dreissena polymorpha* weisen mit einem δ^{13}C-Wert von circa -34,90 ‰ leichtere Signaturen auf, was somit ebenfalls für eine überwiegende Ernährung von autochthonen Phytoplankton des Pelagials spricht.

Anhand von Messungen des Isotops δ^{15}N wurden die Nahrungsnetzstrukturen im Litoral und im pelagischen Sublitoral des Bodensees untersucht. Die meisten Makroinvertebraten zeigten in beiden Litoralen nur geringe δ^{15}N-Differenzen (ca. 4 ‰) zu den Werten ihrer potentiellen Nahrung. Diese geringen Unterschiede zwischen den Gehalten der Tiere und der vermuteten Nahrungsquelle wurden in vielen Studien bestätigt und würden für eine überwiegende Direktverwertung in einer trophischen Stufe sprechen. Bei pelagischen Probenentnahmen im Sommer wurde beobachtet, daß die δ^{15}N-Signaturen der Copepoden sich signifikant von denen beider Daphnien unterscheiden. Dies weist auf zwei unterschiedliche trophische Ebenen bei Planktoncrustaceen während der Vegetationsperiode hin.

Mit Hilfe der in dieser Studie verwendeten stabilen Isotope konnte nachgewiesen werden, dass die allochthonen Einträge nicht nur eine Kohlenstoffquelle für die litoralen Organismen darstellen können, **(Kapitel IV)**, sondern auch - vorwiegend indirekt - zur Nahrungsversorgung von benthischen Tiefenbewohnern des Bodensees wesentlich beitragen **(Kapitel III)**.

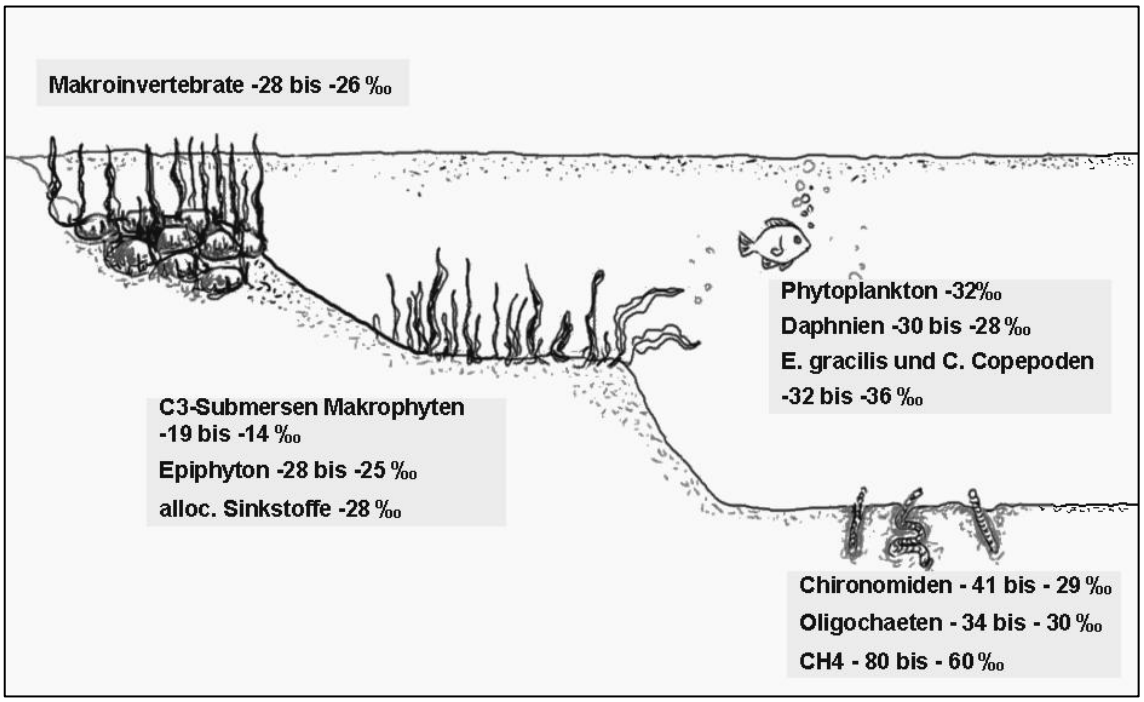


Abbildung V-1: Zusammenfassede Darstellung der in dieser Studie für unterschiedliche Oganismen und Nahrungsquellen bestimmten $\delta^{13}C$ Signaturen.

VI Literaturverzeichnis

Aberle N. Hillebrand H. Grey J. and Wiltshire K. 2005. Selectivity and competitive interactions between two benthic invertebrate grazers (*A. aquaticus* and *P. antipodarum*) - an experimental study using δ^{13}C- and δ^{15}N-labelled diatoms. *Freshw. Biol.* 50: 369-379.

Adams, S. & Sterner, R. 2000. The effect of dietary nitrogen content on trophic level δ^{15}N enrichment. *Limnol. Oceanogr.* 45: 601-607.

Amt der Vorarberger Landesregierung 2005. Flussgebietseinheit Rhein. Bearbeitungsgebiet Alpenrhein/Bodensee-Bericht zur Bestandsaufnahme in Umsetzung der (WRRL) Wasserrahmenrichtlinie der EU, Bregenz.

Armitage, P. Cranston, P. and Pinder, L. 1995. The Chironomidae: The biology and ecology of non biting midges. Chapman & Hall. London 538 p.

Ashe, P. Murray, D. & Reiss, F. 1987. Zoogeographical distribution of Chironomidae. *Annls. Limnol.* 23: 27-60.

Aitkenhead-Peterson, J. McDowell, W. and Neff, J. 2003. Sources, production, and regulation of allochthonous dissolved organic matter inputs to surface waters. *In*: Findlay S. Sinsabaugh, R. (eds). Aquatic Ecosystems: Interactivity of Dissolved Organic Matter. Academic Press, San Diego, pp. 25-70.

Ambrose, A. & DeNiro M. 1987. Bone nitrogen isotope composition and climate. *Nature* 325:201.

Auerbach, M. & Ritzi, M. 1938. Die Oberflächen- und Tiefenströme des Bodensees. IV. Der Lauf des Rheinwassers durch den Bodensee in den Sommermonaten. *Arch. Hydrobiol.* 32: 409-433.

Bade, D. Carpenter, S. Cole, J. Pace, M. Van de Bogert, M. Cory, R. McKnight, D. 2007. Sources and fates of dissolved organic carbon in lakes as determined by whole-lake carbon isotope additions. *Biogeochemistry* 84: 115-129.

Barrat-Segratain, M. 1996. Strategies of reproduction, dispersion and competition in river plants: *A review. Vegetatio* 123: 13-37.

Bastviken, D. Ejlertsson, J. Sundh, I. and Tranvik L. 2003. Methane as a source of carbon energy for lake pelagic food webs. *Ecology* 84: 969-981.

Bastiken, D. Cole, J, Pace, M. and Travik, L. 2004a. Methane emissions from lakes: Dependence of lake characteristics, two regional assessments, and a global estimate. *Glob. Biogeochem. Cycles* 18: GB4009.

Bäuerle, E. Ollinger, D. & Ilmberger J. 1998. Some meteorological, hydrological and hydrodynamical aspects of Upper Lake Constance. *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol*. 53: 489-503.

Bernasconi, S. Barbieri, A. and Simona, M. 1997. Carbon and nitrogen isotope variations in sedimenting organic matter in Lake Lugano. *Limnol. Oceanogr.* 42: 1755-1765.

Berg, H. 1995. Larval food and feeding behaviour. *In*: Armitage,P. Cranston, P. & Pinder, L. (eds.). The Chironomidae: biology and ecology of non-biting midges. Chapman & Hall, London, 584pp.

Bergtold, M. & Traunspurger, W. 2004. The benthic community in the profundal of Lake Brunnsee: seasonal and spatial patterns. *Arch. Hydrobiol.* 160: 527-554.

Bertilsson, S. & Jones, J. 2003. Supply of dissolved organic matter to aquatic ecosystems: autochthonous sources. *In*: Findlay S.E.G., Sinsabaugh R.L. (eds). Aquatic Ecosystems: Interactivity of Dissolved Organic Matter. Academic Press, San Diego, pp. 3-24.

Bloesch, J. & Burns, N. 1980. A critical review on sedimentation trap technique. *Schweiz. Z. Hydrol.* 42: 15-55.

Bloesch, J. & Uehlinger, U. 1986. Horizontal sedimentation in a eutrophic Swiss Lake. *Limnol. Oceanogr*. 31: 1094-1109.

Bott, T. & Standley, L. 2000. Transfer of Benzo[a]pyrene and 2,2‘,5,5‘-Tetrachlorobiphenyl from Bacteria and Algae to Sediment-Associated Freshwater Invertebrates. *Environ. Sci. Technol.* 34 (23): 4936-4942.

Bohlke, J. & Denver, J. 1995. Combined use of groundwater dating, chemical and isotopic analyses to resolve the history and fate of nitrate contamination in two agricultural watersheds, Atlantic coastal plain, Maryland. *Water Resour. Res*. 31(9): 2319-2339.

Boutton, T. 1991. Stable carbon isotope ratios of natural materials: II. Atmospheric, terrestrial, marine, and freshwater environments, p. 173–185. *In*: Coleman, C. & Fry, B. (eds.), Carbon isotope techniques. Academic.

Bowen, S. 1985. Composition and nutritional value of detritus. *In:* Marioarty, D.J.& Pullin, R.S. (eds): Detritus and microbial ecology in aquaculture. ICLARM Conference Proceeding 14, Manila, Philippines, 192-216.

Brinkhurst, 1964. Observations on the biology of lakedwelling Tubificidae. *Arch. Hydrobiol.* 60(4): 385-481.

Brodersen, K. Pedersen, O. Lindegaard, C. Hamburger, K. 2004. Chironomids (Diptera) and oxy-regulatory capacity: an experimental approach to paleolimnological interpretation. *Limnol. Oceanogr*. 49: 1549-1559.

Brugnoli, E. & Farquhar, G. 2000. Photosynthetic Fractionation of Carbon Isotopes. *In*: R.C. Leegood, T.D. Sharkey and S. von Caemmerer (eds). Photosynthesis: Physiology and Metabolism, pp. 399-434.

Brundin L. 1974. Fifty years limnic zoogeography. *Mitt. Internat. Verein. Limnol*. 20: 287-300.

Bunn, S. & Boon, P. 1993. What sources of organic carbon drive food webs in Billabongs? - a study based on stable-isotope analysis. *Oecologia* 96: 85-94.

Bussmann, I. Pester, M. Brune, A. and Schink, B. 2004. Preferential cultivation of type II methanotrophic bacteria from littoral sediments (Lake Constance). *FEMS Microbiol. Ecol*. 47: 179-189.

Bussmann, I. 2005. Methane release through suspension of littoral sediment. *Biogeochemistry*, 74(3): 283-302.

Cabana, G. & Rasmussen J. 1996. Comparison of Aquatic Food Chains Using Nitrogen Isotopes. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 93: 10844-10847.

Caraco, N. & Cole, J. 2004. When terrestrial organic matter is sent down the river: importance of allochthonous C inputs to the metabolism in lakes and rivers. *In*: Polis G.A., Power M.E. and Huxley G.R. (eds). Food Webs at the Landscape Level. University of Chicago Press, pp. 301-316.

Carpenter, S. Cole, J. Pace, M. Van de Bogert, M. Bade, D. Bastviken, D. Gille, C. Hodgson, J. Kitchell, J. Kritzberg, E. 2005. Ecosystem subsidies: Terrestrial support of aquatic food webs from C-13 addition to contrasting lakes. *Ecology* 86(10): 2737-2750.

Cattaneo, A. 1983. Grazing on epiphytes. *Limnol. Oceanogr.* 28(1): 124-132.

Caut, S. Guirlet, E. Angulo, E. Das, C. and Girondot, M. 2008. Isotope Analysis Reveals Foraging Area Dichotomy for Atlantic Leatherback Turtles. *PLoS ONE* 3(3): e1845.

Champion, P. & Tanner, C. 2000. Seasonality of macrophytes and interaction with flow in a New Zealand lowland stream. *Hydrobiol.* 441: 1-12.

Chapman, M. 1982. A study of the mouthparts of some *Diaptomus* species (Copepoda: Calanoidea). *J.Nat.Hist.* 16: 561-576.

Cherel, Y. Hobson, K. Hassani, S. 2005. Isotopic discrimination between food and blood and feathers of captive penguins: implications for dietary studies in the wild. *Physiol. Biochem. Zool.* 78: 106-115.

Cole, J. Carpenter, S. Kitchell, J. and Pace, M. 2002. Pathways of organic carbon utilization in small lakes: results from a whole-lake C-13 addition and coupled model. *Limnol.& Oceanogr*. 47: 1664-1675.

Cole, J. Carpenter, S. Pace, M. Van de Bogert, M. Kitchell, J. and Hodgson, J. 2006. Differential support of lake food webs by three types of terrestrial organic carbon. *Ecology Letters* 9: 558-568.

Conrad, R. 2005. Quantification of methanogenic pathways using stable carbon isotopic signatures: a review and a proposal. *Org. Geochem.* 36: 739-752.

Costanzo, S. O'Donohue, M. Dennison, W. Loneragan, N. and Thomas, M. 2001. A new approach for detecting and mapping sewage impacts. *Mar. Poll. Bull.* 42: 149-156.

Cranston, P. 1995. Morphology. *In:* Armitage P., Cranston P.S. & Pinder L.C.V. (eds). The Chironomidae. The biology and ecology of non-biting midges. Chapman & Hall, London, pp. 11-30.

Craw D. & Beckett, S. 2004. Water and sediment chemistry of Sutton Salt Lake, east Otago, New Zealand. *NZ, J Mar Freshwater Res.* 38: 315-328.

Danovaro, R. Dell'Anno, A. Pusceddu, A. & Fabiano, M. 1999. Nucleic acid concentrations (DNA, RNA) in the continental and deep-sea sediments of the eastern Mediterranean: relationships with seasonally varying organic inputs and bacterial dynamics. *Deep Sea Res.* 46: 1077-1094.

Davis, R. 1974. Stratigraphic effects of tubificids in profundal lake sediments. *Limnol. & Oceanogr*. 19: 466-488.

Davies, S & Jackson, S. 2006. The biological condition gradient: a descriptive model for interpreting change in aquatic ecosystems. *Ecol. Appl* 16: 1251-1266.

Degens, E. 1969. Biochemistry of stable carbon isotopes, pp. 304-356. *In* : G. Eglinton and M. J. T. Murphy (eds.). Organic geochemistry-methods and results. Springer-Verlag.

Degans, H. & De Meester, L. 2002. Top-down control of natural phyto- and bacterioplankton prey communities by *Daphnia magna* and by the natural zooplankton community of the hypertrophic Lake Blankaart. *Hydrobiol.* 479 (1-3): 39-49.

Deines P, Grey, J. Richnow, H. und Eller, G. 2007. Linking larval chironomids to methane: seasonal variation of the microbial methane cycle and chironomid δ^{13}C. *AME.* 46: 273-282.

del Giorgio, P. & France, R. 1996. Ecosystem-specific patterns in the relationship between zooplankton and POM or microplankton δ^{13}C. *Limnol. & Oceanogr.* 41: 359-365.

del Giorgio, P. Cole, J. and Cimbleris, A. 1997. Respiration rates in bacteria exceed phytoplankton production in unproductive aquatic systems. *Nature* 385: 148-150.

Den Heyer, C. & Kalff, J. 1998. Organic matter mineralization rates in sediments: A within- and among-lake study. *Limnol. & Oceanogr*. 43: 695-705.

DeNiro, M. & Epstein, S. 1977. Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. *Science* 197: 261-263.

DeNiro, M. & Epstein, S. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta* 42: 495-506.

Doi, H. Kikuchi, E. Takagi, S. and Shikano, S. 2006. Selective assimilation by deposit feeders: Experimental evidence using stable isotope ratios. *Basic Appl. Ecol.* 7: 159-166.

Eddins, S. 2000. Calculation of terrestrial inputs to particulate organic carbon in an anthropogenically impacted estuary in the Southeastern United States. *Water, Air & Soil Poll.* 127: 227-241.

Ehret, H. 2000. Experimentelle Untersuchungen zum Nahrungsspektrum von Eudiaptomus gracilis Diploma thesis, University of Konstanz.

Eller, G. Deines, P. Grey, J. Richnow, H. Kruger, M. 2005. Methane cycling in lake sediments and its influence on chironomid larval partial derivative δ^{13}C. *FEMS Microbiol. Ecol.* 54(3): 339-350.

Eriksson, P. & Weisner, S. 1996. Functional differences in epiphytic microbial communities in nutrient-rich freshwater ecosystems. An assay of denitrifying capacity. *Freshw. Biol.* 36: 555-562.

Farquhar,G. Ehleringer, T. Hubick, 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis, *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 40: 503-537.

Ferber, L. Levine, S. Lini, A. and Livingston, G. 2004. Cyanobacteria dominate in eutrophic lakes because they fix atmospheric nitrogen? *Freshw. Biol.* 49: 690-708.

Feuchtmayr, H. & Grey, J. 2003. Effect of preparation and preservation procedures on carbon and nitrogen stable isotope determinations from zooplankton. *Rap. Commun Mass. Spec.* 17: 2605-2610.

Fink, P. Peters, L. Von Elert, E. 2006. Stoichiometric mismatch between littoral invertebrates and their periphyton food. *Arch. Hydrobiol*. 165: 145-165.

Fischer, H & Pusch, M. 1999. Use of the [C-14] leucine incorporation technique to measure bacterial production in river sediments and the epiphyton. *Appl. Environ. Microbiol*. 65: 4411- 4418.

France, R. 1995. Carbon-13 enrichment in benthic compard to planktonic algae food web implications. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 124: 307-312.

France, R. 1996: Absence or masking of metabolic fractionations of $\delta^{13}C$ in a freshwater benthic food web. *Freshw. Biol.* 36: 1-6.

France, R. & Peters, H. 1997. Ecosystem differences in the trophic enrichment of $\delta^{13}C$ in food webs. *Can J Fish Aquat Sci* . 54: 1255-1258.

France, R. 1999. Relationships between DOC concentration and epilithon stable isotopes in boreal lakes. *Freshw. Biol.* 41: 101-105.

Frank, C. 1983. Ecology, production and anaerobic metabolism of Chironomus plumosus L. larvae in a shallow lake. II. Anaerobic metabolism. *Arch. Hydrobiol*. 96: 354-362.

Frenzel, P. 1990 The influence of chironomid larvae on sediment oxygen microprofiles. *Arch. Hydrobiol*. 19: 427- 437.

Frenzel, P. Thebrath, B. & Conrad, R. 1990 .Oxidation of methane in the oxic surface layer of a deep lake sediment (Lake Constance). *FEMS Microbiol. Ecol*. 73: 149-158.

Fry, B. 1991. Stable isotope diagrams of freshwater food webs. *Ecology* 72: 2293-2297.

Fry, B. 2006. Stable Isotope Ecology. Springer.

Gaebler, O. Vitti, T. and Vukmirovich, R. 1966. Isotope effects in metabolism of ^{14}N and ^{15}N from unlabelled dietary proteins. *Can. J. Biochem.* 44: 1249-1257.

Galimov, E. 2006. Isotope organic geochemistry. *Org. Geochem.* 37(10): 1200-1262.

Gannes, L. OBrien, D. and Martínez del Rio, C. 1997. Stable isotopes in animal ecology: assumptions, caveats, and a call for laboratory experiments. *Ecology* 78: 1271-1276.

Ghidini, A. Serafim-Junior, M. Perbiche-Neves, G. and De Brito, L. 2009. Distribution of planktonic cladocerans (Crustacea: Branchiopoda) of a shallow eutrophic reservoir (Paraná State, Brazil). *Pan-American Journal of Aquatic Sci.* 4(3): 294-305.

Goedkoop, W. & Johnson, R. 1992. Modelling the importance of sediment bacterial carbon for Profundal macroinvertebrates along a lake nutrient gradient. *Aquatic Ecol*. 26: 477-483.

Goedkoop, W. Gullberg, K. Johnson, R. and Ahlgren, I. 1997. Microbial response of a freshwater benthic community to a simulated diatom sedimentation event: Interactive effects of benthic fauna. *Microb Ecol*. 34: 131-143.

Goedkoop, W. Sonesten, H. Markensten, G. and Ahlgren, I. 1998. Fatty acid biomarkes show diatary differences between dominant Chironomid taxa in Lake Erken. *Freshw. Biol.* 40:135-143.

Goedkoop, W. Kerblom, N. and Demandt, M. 2006. Trophic fractionation of carbon and nitrogen stable isotopes in Chironomus riparius reared on food of aquatic and terrestrial origin. *Freshw. Biol.* 51: 878-886.

Granéli, W.1979. Influence of Chironomus plumosus larvae on the oxygen uptake of sediment. *Arch. Hydrobiol.* 87: 385-403.

Grey, J. & Jones, R. 1999. Carbon stable isotopes reveal complex trophic interactions in lake plankton. *Rapid. Commun. Mass. Spectrom*. 13: 1311-1314.

Grey, J. Jones, R. and Sleep, D. 2000. Stable isotope analysis of the origins of zooplankton carbon in lakes of differing trophic state. *Oecologia* 123: 232-240.

Grey, J. Jones, R. and Sleep, D. 2001. Seasonal changes in the importance of the source of organic matter to the diet of zooplankton in Loch Ness, as indicated by stable isotope analysis. *Limnol. & Oceanogr.* 46(3): 505-513.

Grey, J. 2002. A chironomid conundrum: queries arising from stable isotopes. *In*: Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie, 28: 102-105.

Grey, J. Kelly, A. Ward, S. Sommerwerk, N. and Jones, R. 2004a. Seasonal changes in the stable isotope values of lake-dwelling chironomid larvae in relation to feeding and life cycle variability. *Freshw. Biol*. 49: 681-689.

Grey, J. Kelly, A. and Jones, R. 2004b. High intraspecific variability in carbon and nitrogen stable isotope ratiosof lake chironomid larvae. *Limn. Oceanogr*. 49: 239-244.

Grey, J. & Deines, P. 2005. Differential assimilation of methanotrophic and chemoautotrophic bacteria by lake chiromid larvae. *Aquat. Microb. Ecol*. 40: 61-66.

Grey, J. 2006. The use of stable isotope analyses in freshwater ecology:Current awareness. *Pol. J. Ecol*. 54(4): 563-584.

Gries, T. 1995. Phosphorhaushalt der oberen 10 m des Überlinger Sees (Bodensee) unter besonderer Berücksichtigung der Sedimentation. Hartung-Gorre Verlag. Konstanzer Dissertationen Nr. 488, 185 S.

Gross, E. Johnson, R. und Hairston, N. 2001. Experimental evidence for changes in submersed macrophyte species composition caused by the herbivore *Acentria ephemerella* (Lepidoptera). *Oecologia* 127: 105-114.

Gu, B. Schell, D. and Alexander, V. 1994. Stable carbon and nitrogen isotopic analysis of the plankton food web in a subarctic lake. *Can. J Fish Aquat Sci* . 51: 1338-1344.

Gu, B. Scmfuke, C. and Brenner, M. 1996. Relationship 304-356. *In* G. Eglinton and M. J. T. Murphy (eds.). Organic geochemistry-methods and results. Springer-Verlag.

Guerreo, R. Berlanga, M. 2000. Isótopos estables. Fundamentos y aplicaciones *In:* Actualidad SEM.

Güde, H. Rossknecht, H. and Wagner, G. 1998. Anthropogenic impacts on the trophic state Lake Constance during the 20 th century. *Arch.Hydrobiol.Spec.Issues.limnol.* 53: 85-108.

Güde, H. Seidel, M. Teiber, P. & Weyhmüller, M. 2000. P-release from littoral sediments in Lake Constance. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 27:2624-2627.

Güde, H. Teiber, P. Rolinski, S. and Sala, M. 2004. Comparison of production and degradation of organic matter at a littoral site of the prealpine Lake Constance. *Limnologica* 34: 117-123.

Gück, E. 2006. Einfluss von Umweltfaktoren auf die Verteilung der Chironomiden (Insecta, Diptera) *In*: Buhnenfelder der Elbe. Fachbereich Biologie/Zoologie der Philipps-Universität Marburg 158 pp.

Günzler, H. Böck, H. Heise, 1996. IR-Spektroskopie: eine Einführung, VCH, Weinheim.

Hadwen, W. & Bunn, S. 2005. Food web responses to low-level nutrient and 15N-tracer additions in the littoral zone of an oligotrophic dune lake. *Limnol. & Oceanogr.* 50(4): 1096-1105.

Hair, J.Anderson, R. Tatham, R. and Grablowsky, G. 1979. Multiple discriminant analysis. *In*: Multivariate Data Analysis. pp 82-122. Petroleum Publishing Co. Tulsa, OK.

Hamburger, K. Dall, P. Lindegaard, C. Nilson, I. 2000. Survival and energy metabolism in an oxygen deficient environment. Field and laboratory studies on the bottom fauna from the profundal zone of Lake Esrom, Denmark. *Hydrobiol.* 432: 173-188.

Hansen J. & Josefson, A. 2004. Ingestion by deposit-feeding macro-zoobenthos ini the aphotic zone does not affect the pool of live pelagic daitoms in the sediment. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 308: 59-84.

Hartmann, H. Taleb, H. Aleya, L. Lair, N. 1993. Predation on ciliates by the suspension-feeding calanoid copepod Acanthodiaptomus denticornis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci* . 50: 1382-1393.

Harvey, C. & Kitchell, J. 2000. A stable isotope evaluation of the structure and spatial heterogeneity of a Lake Superior food web. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57: 1395-1403.

Harris, D. Horwath, W. and van Kessel, C. 2001. Acid fumigation of soils to remove carbonates prior to total organic carbon or carbon-13 isotopic analysis. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 65: 1853-1856.

Hecky, R. & Hesslein, R. 1995. Contributions of benthic algae to lake food webs as revealed by stable isotope analysis. *J. N. Am Benthol. Soc.* 14: 631-653.

Hedges, J. & Stern, I. 1984. Carbon and nitrogen determinations in carbonate-containing solids. *Limnol. & Oceanogr.* 29: 20-34.

Hedges, J. Baldock, J. Yves, G. Lee, C. Peterson, M. and Wakeham, S. 2001. Evidence for non-selective preservation of organic matter in sinking marine particles. *Nature* 409: 801-803.

Heege, T. 2000. Flugzeuggestützte Fernerkundung von Wasserinhaltsstoffen im Bodensee (Ph.D. thesis, Freie Universität Berlin), published as Research Repoert Vol. 2000-40 by Deutsches Zentrum für Luft- und Raumfahrt, Köln (Germany).

Hein, T. Baranyi, C. Herndl, G. Wanek, W. and Schiemer, F. 2003. Allochthonous and autochthonous particulate organic matter in floodplains of the River Danube: the importance of hydrological connectivity. *Freshw. Biol.* 48: 220-232.

Heinis, F. Sweerts, J. And Loopik, E. 1994. Microenvironment of chironomid larvae in the littoral and profundal zones of Lake Maarsseveen-I, The Netherlands. *Arch. Hydrobiol*. 130: 53-67.

Heinis, T. Crommentuijn, T. 1989 The natural habitat of the deposit feeding chironomid larvae Stictochironomus histrio (Fabricius) and Chironomus anthracinus Zett. in relation to their responses to changing oxygen concentrations. *Acta Biol. Debr. Oecol. Hung*. 3: 135-140.

Hilton,J. Lishman, P. and Allen, P. 1986. The dominant process of sediment distribution and focusing in a small, eutrophic, monomictic lake. *Limnol. & Oceanogr.* 31: 125-133.

Hobson, K. & Clark, R. 1992. Assessing avian diets using stable isotopes II: factors influencing diet-tissue fractionation. *Condor* 94: 189-197.

Hobson, K. Alisauskas, R. and Clark R. 1993. Stable-nitrogen isotope enrichment in avian tissues due to fasting and nutritional stress: implications for isotopic analysis of diet. *Condor* 95: 388-394.

Hobson, K. & Welch, H. 1995. Cannibalism and trophic structure in a high Arctic lake: insights from stable-isotope analysis. *Can. J. Fish. Aquat. Sci* . 52: 1195-1201.

Hoch, M. Fogel, M. and Kirchman, D. 1992. Isotope fractionation associated with ammonium uptake by a marine bacterium, *Limnol. & Oceanogr.* 37: 1447-1459.

Hodell, D. & Schelske, C. 1998. Production, sedimentation, and isotopic composition of organic matter in Lake Ontario. *Limnol. & Oceanogr.* 43: 200-214.

Howmiller , R. & Scott, M. 1977. An environmental index based on relative abundance og oligochaeten species. *J. Wat.Pollut.Cont Fed*. 49: 809-815.

Hurley, J. and Armstrong, D. 1990. Fluxes and transformation of aquatic pigments in Lake Mendota, Wisconsin. *Limnol. & Oceanogr.* 35(2): 384-398.

IGKB 1976. Die Belastung des Bodensees mit Phosphor, Stickstoff und organischen Verbindungen im See. Bericht Nr 17. der Internationalen Gewässerschutzkommission für den Bodensee.

IGKB 1981. Zum biologischen Zustand des Seebodens des Bodensees in den Jahren 1972 bis 1978. Bericht Nr 25. der Internationalen Gewässerschutzkommission für den Bodensee.

IGKB 1987. Die Zukunft der Reinhaltung des Bodensees, Weitergehende und vorbeugende Maßnahmen- Denkschrift. Ber. 34. der Internationalen Gewässerschutzkommission für den Bodensee.

IGKB 1998. Zustand des Seebodens 1992-1994 Sedimentinventare - Phosphor - Oligochaeten. Ber. 47. der Internationalen Gewässerschutzkommission für den Bodensee.

IGKB 2000. Den Bodensee in den Abflussjahren 1996 und 1997 zugeführte Stofffrachten. Bericht Nr 53. 42 S.

IGKB 2004. Bodensee-Bilanz. Der Bodensee. Zustand - Fakten - Perspektiven.

IGKB 2009. Bodensee-Untersuchung-Seeboden. Forschungsprojekt von 2003-2006 Bericht Nr. 56 der Internationalen Gewässerschutzkommission für den Bodensee, 107 S.

Ilyashuk, B. Andreev, A. Bobrov, A. Tumskoy, V. and Ilyashuk, E. 2006. Interglacial history of a palaeo-lake and regional environment: a multi-proxy study of a permafrost deposit from Bol'shoy Lyakhovsky Island, Arctic Siberia*. J. Paleolimnol.* 35: 855-872.

Irfanullah, H. & Moss, B. 2004. Factors influencing the return of submerged plants to a clear-water, shallow temperate lake. *Aquat. Bot.* 80: 177-191.

James, M. Hawes, I. Weatherhead, M. Stanger, C. and Gibbs, M. 2000. Carbon flow in the littoral food web of an oligotrophic lake. *Hydrobiol.* 441: 93-106.

Jahnke, L. Summons, R. Dowling, L. and Zahiralis, K. 1995. Identification of methanotrophic ipid biomarkers in cold-seep mussel Gills: Chemical and isotopic analysis. *Appl. Environ. Microbiol*. 576-582.

Jahnke, L. Summons, R. Hope, J, and Des Marais, D. 1999. Carbon isotopic fractionation in lipids from methanotrophic bacteria II: The effects of physiology and environmental parameters on the biosynthesis and isotopic signatures of biomarkers*. Geochim. Cosmochim. Acta* 63 (1): 79-93.

Johnson, R. 1987. Seasonal variation in diet of Chironomus plumosus (L.) and C. anthracinus Zett. (Diptera: Chironomidae) in mesotrophic Lake Erken. *Freshw. Biol.* 17: 525-532.

Jones, R. & Grey, J. 2004. Stable isotope analysis of chironomid larvae from some Finnish forest lakes indicates dietary contributionfrom biogenic methane. *Boreal Environ. Res.* 9: 17-23.

Jones, R. Carter, C. Kelly, A. Ward, S. Kelly, D. and Grey, J. 2008. Widespread contribution of methane- cycle bacteria to the diets of lake profundal chironomid larvae. *Ecology* 89: 857-864.

Jones, R. Grey, J. Sleep D, Quarmby, C. 1998. An assessment using stable isotopes of the importance of allochthonous organic carbon sources to the pelagic food web in Loch Ness. *Proc. R. Soc. B.* 265: 105-111.

Jörgensen, B. & Revsbech, N. 1985. Diffusive boundary layers and the oxygen uptake of sediments and detritus. *Limnol. & Oceanogr.* 30: 111-122.

Junkins, R. Kelaher, B. Levinton, J. 2006. Contributions of adult oligochaete emigration and immigration in a dynamic soft-sediment community. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol*. 330: 208-220.

Kahkah, A. 2001. Charakterisierung organischer Schwebstoffe eines Bodenseezuflusses und deren Verteilung in der Flachwasserzone. Mag. Arbeit Universität Wien.

Kaiser, E. Arscott, D. Tockner K. and Sulzberger, B. 2004. Sources and distribution of organic carbon and nitrogen in the Tagliamento River, Italy. *Aquat. Sci.* 66: 103-116.

Kajan, L. & Frenzel, L. 1999. The effect of chironomid larvae on production, oxidation and fluxes of methane in a flooded rice soil. *FEMS Microbiol. Ecol*. 28: 121-129.

Kelly, A. Jones, R. and Grey, J. 2004. Stable isotope analysis provides fresh insights into the dietary separation between Chironomus anthracinus and C. plumosus. *J. N. Am Benthol. Soc.* 23: 287-296.

Kempster, B. Zanette, L. Longstaffe, F. MacDougall-Shackleton, S. Wingfield, J. 2007. Do stable isotopes reflect nutritional stress? Results from a laboratory experiment on song sparrows. *Oecologia* 151: 365-371.

Kiyashko, S. Narita, T. and Wada, E. 2001. Contribution of methanotrophs to freshwater macroinvertebrates: evidence from stable isotope ratios. *Aquat. Microb. Ecol*. 24: 203-207.

Kling, G. Fry, B. & O'Brien, W. 1992. Stable isotopes and planktonic trophic structure in arctic lakes. *Ecology* 73: 561-566.

Kohzu, A. Kato, C. Iwata, T. Kishi, D. Murakami, M. Nakano, S. and Wada, E. 2004. Stream food web fueled by methane-derived carbon. *Aquat. Microb. Ecol*. 36: 189-194.

Kolasa, J. and Zalewski, M. 1995. Notes on ecotone attributes and functions. *Hydrobiol.* 303: 1-7.

Konrad, M. 2007. Ökologie der Biozönosen. Springer, Berlin. 323 S.

Körner, S. 1999. Nitrifying and denitrifying bacteria in epiphytic communities of submerged macrophytes in a trated sewage channel. *Acta Hydrochim. Hydrobiol*. 27: 27-31.

Körner, S. 2001. Development of submerged macrophytes in shallow Lake Müggelsee (Berlin, Germany) before und after its switch to the phytoplankton-dominated state. *Arch. Hydrobiol*. 152: 395- 409.

Kornijów, R. Gulati, R. and Ozimek, T. 1995. Food preference of freshwater invertebrates: comparing fresh and decomposed angiosperm and a filamentous alga. *Freshw. Biol*. 33: 205-212.

Kreitler, C. 1974. Determining the source of nitrate in groundwater by nitrogen isotope studies. Ph.D. thesis, University of Texas, Austin, TX.

Kreitler, C. 1979. Nitrogenisotope ratio studies of soils and groundwater from alluvial fan aquifers in Texas. *J. Hydrol*. 42: 147-170.

Kümmerlin, R. & Bürgi, H. 1989. Die langjährige Entwicklung des Phytoplanktons im Bodensee (1965-1986) - Ber. Int. Gewässerschutzkomm. Bodensee 39: 1-175.

Lajtha, K. Michener, R. 1994. Sources of variation in the stable isotopic composition of plants. *In*: Lajtha, K. Michener R. (eds.). Stable isotopes in ecology and environmental science. Blackwell: Oxford, pp. 1-21.

Lambert, A. 1989. Das Rheindelta im See. - Vermessung Photogrammetrie Kulturtechnik, Heft 1(89) :29-32.

Lami, A. Guilizzoni, P. and Marchetto, A. 2000. High resolution analysis of fossil pigments, carbon, nitrogen and sulphur in the sediment of eight European Alpine lakes: the MOLAR project. *J. Limnol.* 59: (1): 15-28.

Lampert, W. & Sommer, U. 1997. Limnoecology. Oxford University Press, New York.

Langdon, P. Ruiz, Z. Brodersen, K. and Foster, I. 2006. Assessing lake eutrophication using chironomids: understanding the nature of community response in different lake types. *Freshw. Biol* 51: 562-577.

Langhans, S. Tiegs, S. Uehlinger, U. and Tockner, K. 2006. Environmental heterogeneity controls organic-matter dynamics in river-floodplain ecosystems. *Pol. J. Ecol.* 54: 111-117.

Langton, P. 1995. The pupa and events leading to eclosion. *In*: Armitage P., Cranston P.S. & Pinder L.C.V. (eds), The Chironomidae. The biology and ecology of non-biting midges. Chapman & Hall, London: 169-193.

Lawson, J. Doran, P. Kenig, F. Des Marais, D. and Priscu, J. 2004. Stable carbon and nitrogen isotopic composition of benthic and pelagic organic matter in lakes of the McMurdo Dry Valleys, Antarctica. *Aquat. Geochem.* 10: 269-301.

Leavitt, J. 1993. A review of factors that regulate carotenoid and chlorophyll deposition and fossil pigment abundance*. Limnol. & Oceanogr.* 9: 109-127.

Lehmann, M. Bernasconi, S. Barbieri, A. and McKenzie, J. 2002. Preservation of organic matter and alteration of its carbon and nitrogen isotope composition during simulate and in situ early sedimentary diagenesis. *Geochim. Cosmochim. Acta* 66(20): 3573-3584.

Lehmann, M. Bernasconi, S. Barbieri, A. Simona, M. McKenzie, J. and Veronesi M. 2004a. Seasonal variation of the $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ of particulate and dissolved carbon and nitrogen in Lake Lugano: Constraints on biogeochemical cycling in a eutrophic lake. *Limnol. & Oceanogr.* 49(2): 415-429.

Lehmann, M. Bernasconi, S. Barbieri, A. Simona, M. and McKenzie, J. 2004b. Interannual variation of the isotopic composition of sedimenting organic carbon and nitrogen in Lake Lugano: A long-term sediment trap study. *Limnol. & Oceanogr*. 49(3): 839-849.

Lenhard, A. 1995. HPLC-Pigmentanalytik zur Rekonstrukion von Phytoplankton-Entwicklungen im Bodensee. Konstanzer Dissertationen Hartung-Gorre Verlag Konstanz 467:191p.

Leventhal, J. 2004. Isotopic Chemistry of organic Carbon in sediment from leg 184. *In:* Prell, W. wang, P. Blum, P. Rea, D. and Clemens, S. (eds.). Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results Volume 184.

Lindau, C. Delaune, R. and Alford, D. 1997. Monitoring nitrogen pollution from sugarcane runoff using ^{15}N analysis. *Water, Air & Soil Poll.* 89: 389-399.

Lindegaard, C. 1995. Classification of waterbodies and pollution. Armitage,P. Cranston, P. & Pinder, L. (eds.). The Chironomidae: biology and ecology of non-biting midges. Chapman & Hall, London, pp. 385-404.

Lohse, L. Klooserhuis, H. de Stighter, W. Helder, W. van Raaphorst, and T.C.E. van Weering. 2000. Carbonate removal by acidification causes loss of nitrogenous compounds in continental margin sediments. *Mar. Chem*. 69: 193-201.

Lundbeck, J. 1937. Untersuchungen über die Bodenbesiedlung der Alpenrandseen. *Arch. Hydrobiol. Supp*. 10: 207-358.

Maasri, A. Fayolle, S. Gandouin, E. Garnier, R. and Franquet, E. 2008. Epilithic chironomid larvae and water enrichment: is larval distribution explained by epilithon quantity or quality?. *J. N. Am Benthol. Soc.* 27(1): 38-51.

Macko, S. & Estep, M. 1984. Microbial alteration of stable nitrogen and carbon isotopic compositions of organic matter. *Org. Geochem.* 6: 787-790.

Macko, S. Fogel, M. Hare, P. and Hoering, T. 1987. Isotopic fractionation of nitrogen and carbon in synthesis of amino acids by microorganisms. *Chem. Geol.* 65: 19-92.

Macleod, N. & Barton, D. 1998. Effect of light intensity, water velocity, and species composition on carbon and nitrogen stable isotope ratios in periphyton. *Can. J. Fish. Aquat. Sci*. 55: 1919-1925.

Mariotti, A. Germon, J. Hubert, P. Kaiser, P. Letolle, R. Tardieux, A. und Tardieux, P. 1981 Experimental determination of nitrogen kinetic isotope fractionation: some principles; illustrations for the denitrification and nitrification processes. *Plant and Soil.* 62: 413-430.

Marshall, D. Muhaidat, R. Brown, N. Liu, Z. Stanley S. Griffiths, H. Sage, R. & Hibberd, J. 2007. Cleome, a genus closely related to Arabidopsis, contains species spanning a developmental progression from C3 to C4 photosynthesis. *The Plant Journal* 51: 886-896.

Marziali, L. Lencioni, V. and Rossaro, B. 2006. Adaptations of pupae of Chironomidae (Insecta: Diptera) to oxygen poor habitats. *Pol. J. Ecol.* 54(4): 687-693.

Matthews B. & Mazumder A. 2003. Compositional and inter-lake variability of zooplankton affect baseline stable isotope signatures. *Limnol. & Oceanogr.* 48: 1977-1987.

Matthews, B. & Mazumder, A. 2005. Temporal variation in body composition (C:N) helps explain seasonal patterns of zooplankton δ^{13}C. *Freshw. Biol.* 50: 502-515.

Matthews, B. & Mazumder, A. 2006. Habitat specialization and the exploitation of allochthonous carbon by zooplankton. *Ecology* 87(11): 2800-2812.

McCutchan, J. Lewis, W. Kendall, C. and McGrath, C. 2003. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* 102: 378-390.

McKnight, D. & Aiken, G. 1998. Sources and age of aquatic humus. *In*: Aquatic Humic Substances: Ecology and Biogeochemistry, Springer-Verlag, Berlin, pp. 9-39.

Mckinney, R. Lake, A. Allen, M and Ryba, S. 1999. Spatial variability in mussels used to assess base level nitrogen isotope ratio in freshwater ecosystems. *Hydrobiol.* 412: 17-24.

Meili, M. Kling, G. Fry, B. Bell, R. Ahlgren, I. 1996. Sources and partitioning of organic matter in a pelagic microbial food web inferred from the isotopic composition ($\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$) of zooplankton species. *Arch. Hydrobio. Spec. Issues Advanc. Limnol.* 48: 53-61.

Meischner, K. & Rumohr, J. 1974. A leight-weight, high-momentum gravity corer for subaqueous sediments. *Senckenbergiana marit*. 6(1): 105-117.

Merriam, J. William, H. McDowell, J. Tank, L. Wollheim, W. Chelsea, L. Crensha, W. and Johnson, S. 2002. Characterizing nitrogen dynamics, retention and transport in a tropical rainforest stream using an in situ $\delta^{15}N$ addition. *Freshw. Biol* . 47: 143-160.

Merrit, K. Cummins, R. and Burton, T. 1984. The role of Aquatic insects in the processing and cycling of nutrients, pp: 134-163. *In*: V. H. Resh & D. M. Rosenberg (eds.), The ecology of aquatic insects. Praeger Publishers, New York, xi + 625p.

Merrit, R. & Cummins, K. 1996. An introduction to the aquatic insects of North America. Kendall/Hunt (eds.). Dubuque, 862pp.

Meyers, P. & Eadi, B. 1993. Sources, degradation and recycling of organic matter associated with sinking particles in Lake Michigan. *Org. Geochem.* 20(1): 47-56.

Meyers, P. & Ishiwatari, R. 1993. Lacustrine organic geochemistry. *Org. Geochem*. 20: 867-900.

Miler, O. 2008. The aquatic moth Acentria ephemerella as a key species in submerged aquatic vegetation - direct and trait-mediated interactions with predators and food plants. Dissertation an der Universität Konstanz, 121 pp.

Minagawa, M. & Wada, E. 1984. Stepwise enrichment of $\delta^{15}N$ along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}N$ and animal age. *Geochim. Cosmochim. Acta*, 50:1135-1140.

Mollenhauer, G. & Eglinton T. 2007. Diagenetic and sedimentological controls on the composition of organic matter preserved in California Borderland Basin sediments. *Limnol. & Oceanogr.* (52): 558-576.

Müller, G. 1966. Die Sedimentbildung im Bodensee. *Die Naturwissenschaften* 53 (10): 237-247.

Nadellhoffer, K. & Fry, B. 1994. Nitrogen isotope studies in forest ecosystems, p, 22- 44. *In*: Lajtha, K. & Michener, R. (eds.). Stable isotopes in ecology and environmental science. Blackwell.

Naiman, R. & Décamps, H. 1997. The ecology of interfaces: riparian zones. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 621-658.

Nessimian, J. & Sanseverino, A. 1998. Trophic functional categorization of the chironomid larvae (Diptera: Chironomidae) in a first-order stream at the mountain region of Rio de Janeiro State, Brazil. *Verh. Internat. Verein. Limnol*. 26: 2115-2119.

Newman, R. 2004. Invited review - Biological control of Eurasian watermilfoil by aquatic insects: basic insights from an applied problem. *Arch. Hydrobiol.* 159: 145-184.

Odermatt, D. Heege, T. Nieke, J. Kneubühler, M. & Itten, K. 2008. Water quality monitoring for Lake Constance with a physically based algorithm for MERIS data. *Sensors*. 8(8): 4582-4599.

Oelbermann, K. & Scheu, S. 2002. Stable isotope enrichment (δ^{15}N and δ^{13}C) in a generalist predator (Pardosa lugubris, Araneae: Lycosidae): effects of prey quality. *Oecologia* 130: 337-344.

Ohkouchi, N. & Wada, E. 1997. Secular variations of sedimentary organic δ^{13}C during the last 35 Ma in the tropical Atlantic. *Proc. Ocean Drill. Program. Sci. Results* 154: 501-505.

Oliveira, A. Nessimian, J. and Dorville L. 2003. Feeding habits of Chironomid larvae (insecta Diptera) from a stream in the Floresta da Tijuaca, Rio de Janeiro, Brazil. *Braz. J. Biol*. 63(2): 269-281.

Ostrom, N. Long, D. Bell, E. and Beals, T. 1998. The origin and cycling of particulate and sedimentary organic matter and nitrate in Lake Superior. *Chem. Geol*. 152(12): 13-28.

Owens, N. & Law, C.1989. Natural variations in δ^{15}N content of riverine and estuarine sediments. *Est. Coast. Shelf Sci.* 28: 407- 416.

Pace, M. Cole, J. Carpenter, S. Kitchell, J. Hodgson, J. Van de Bogert, M. and Bade, D. 2004. Whole-lake carbon-13 additions reveal terrestrial support of aquatic food webs. *Nature* 427: 240-3.

Paetzold, A. Schubert, C. and Tockner, K. 2005. Aquatic-terrestrial linkages along a braided river: Riparian arthropods feeding on aquatic insects. *Ecosystems* 8: 748-759.

Peters, L. Hillebrand, H. and Traunspurger, W. 2007. Spatial variation of grazer effects on epilithic meiofauna and algae. *J. N. Am Benthol. Soc.* 26(1): 78-91.

Petersen, W. Bertino, L. Callies, U. and Zorita, E. 2001. Process identification by principal component analysis of river water-quality data. *Ecol. Model.* 138: 193-213.

Peterson, B. & Fry, B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18: 293-320.

Phillips, D. & Gregg, J. 2001. Uncertainty in source partitioning using stable isotopes. *Oecologia* 127: 171-179.

Ponsard, S. & Averbuch, P. 1999. Should growing and adult animals fed on the same diet show different δ^{15}N values?. *Rapid Commun. Mass Spectrom*. 13: 1305-1310.

Poremba, K. & Hoppe, H. 1995. Spatial Variation of benthic microbial-production and hydrolytic enzymatic-activity down the continental-Slope of the Celtic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser*. 118: 237-245.

Post, D. Pace, M. Hairston, N. 2000. Ecosystem size determines food chain length in lakes. *Nature* 405: 1047-1049.

Prejs, A. 1984. Herbivory by temperature freshwater fishes and its consequences. *Environ. Biol. Fish*. 10: 281-296.

Probst, L. 1987. Sublitoral and Profundal Oligochaeta fauna of Lake Constance (Bodensee-Obersee). *Hydrobiol.* 155: 277-282.

Probst, L., Wagner, B. und Meier, A. 1988. Die Oligochaeten im Bodensee als indikatoren für die Belastung des Bodensees (1972-1978)- Ber. Int. Gewässerschutzkomm. Bodensee 38: 1-69.

Reiss, F. 1968. Ökologische und systematische Untersuchungen an Chironomiden des Bodensees. Ein Beitrag zur lakustrischen Chironomidenfauna des nördlichen Alpenvorlandes. *Arch. Hydrobiol*. 64: 176-323.

Reuss, N. & Conley, D. 2005. Effects of sediment storage conditions on pigment analyses. *Limnol. Oceanog*. 3: 477- 487.

Rheinheimer, G .1985. Mikrobiologie der Gewässer, Gustav Fischer Verlag, Jena.

Robbins, J. Keilty, T. White, D. & Edgington, D. 1989. Relationships among tubificid abundances, sediment composition, and accumulation rates in lake Erie. *Can. J. Fish. Aquat. Sci*. 46: 223-231.

Roberts, K. Granum, E. Leegood, R. and Raven, J. 2007. C3 and C4 Pathways of Photosynthetic Carbon Assimilation in Marine Diatoms Are under Genetic, Not Environmental, Control. *Plant. Physiology* 145(1): 230-235.

Rudolf, B. Frank, H. Grieser, J. Müller-Westermeier, G. Rapp, J. Trampf, W. 2005. Deutscher Wetterdienst, Hydrometeorologie, Offenbach Hydrometeorologische Aspekte des Hochwassers in Südbayern im August 2005.

Sackett, W. 1964. The depositional history and isotopic organic carbon composition of marine sediments. *Mar. Geol*. 2: 173-185.

Saino, T. & Hattori, A. 1987. Geographical variations of water column distribution of suspended particulate organic nitrogen and its 15N natural abundance in the Pacific and its marginal seas. *Deep -Sea Res* 34: 807-827.

Sala, M. & Güde, H. 1993. Mikrobielle Aktivitäten in Litoralsedimenten des Bodensees. – Deutsche Gesellschaft für Limnologie. Erweiterte Zusammenfassungen der Jahrestagung 1992 (Konstanz) Band I: 79-83.

Sala, M. & Güde, H. 2006:.Seasonal dynamics of pelagic and benthic (littoral and profundal) bacterial abundances and activities in a deep prelapine lake (L. Constance). *Arch. Hydrobiol.* 160: 289-303.

Sauter, G. 1993. Ökologische Untersuchungen an Tubificiden (Annelida) im Litoral des Bodensees als Grundlage zur Beurteilung des biologischen Zustandes eines Seebodens. Diplomarbeit Universität Würzburg, 97 S.

Sauter, G. 1995. Bestimmungsschlüssel für die in Deutschland verbreiteten Arten der familie Tufificidae mit besonderer Berúchsichtigung von nicht geschlechtreifen Tieren-lauterbonia 23, 52 S.

Savage, C. & Elmgren, R. 2004. Macroalgal (Fucus vesiculosus) δ^{15}N values trace decrease in sewage influence. *Ecol. Appl.* 14: 517-526.

Schidlowski, M. Hayes, J. and Kaplan, I. 1983. Isotopic inferences of ancient biochemistries: carbon, sulfur, hydrogen, and nitrogen. Chapt. 7. *In*: J.W. Schopf (eds.). Earth's Earliest Biosphere: Its Origin and Evolution. Princeton University Press, Princeton, pp. 149-187.

Schidlowski, M. Matzigkeit, U. and Krumbein, W. 1984. Superheavy organic carbon from hypersaline microbial mats. *Naturwissenschaften* 71: 303-308.

Schiff, S. Aravena, R. Trumbore, S. and Dillon, P. 1990. Dissolved organic carbon cycling in forested watersheds: a carbon isotope approach. *Water Resour. Res*. 26: 2949-57.

Schiff, S. Aravena, R. Trumbore, S. Hinton, M. Elgood, R. and Dillon, P. 1997. Export of DOC from forested catchments on the Precambrian Shield of Central Ontario: clues from ^{13}C and ^{14}C. *Biogeochemistry* 36:43-65.

Schmidt, U. & Conrad, R. 1993. Hydrogen, carbon monoxide, and methane dynamics in Lake Constance. *Limnol. & Oceanogr*. 38(6): 1214-1226.

Schmid, H. & Stich, H. 1995. HPLC-analysis of algal pigments: Comparison of columns, column properties and eluents. *J.Appl.Phycol*. 7: 487- 494.

Schreiner, A. 1968. Untersuchungen zur Entstehung des Bodensees. Schrift. Ver Gesch Bodensee 86: 283-294.

Schulz, M. 1993. Kartierung und Analyse von Hochwasserablagerungen im Bodensee-Obersee. Diplomarbeit Universität Göttingen, 76 S.

Schulz, M. Faber, E. Hollerbach, A. Schröder, H.G. and Güde, H. 2001. The methane cycle in the epilimnion of Lake Constance. *Arch. Hydrobiol*. 151(1): 157-176.

Schwoerbel, J. 1994: Methoden der Hydrobiologie, UTB.

Shemesh, A. Macko, S. Charles, C. and Rau, G. 1993. Isotopic evidence for reduced productivity in the glacial Southern Ocean. *Science* 262: 407- 410.

Showers, W. J., Eisenstein, D. Paerl, H. and Rudek, J. 1990. Water Resources Res. Inst., Univ. of North Carolina, Report Nº: UNC-WRRI-253, 28 pp.

Siebeck, O. 1968. Uferflucht und optische Orientierung pelagischer Crustaceen. *Archiv für Hydrobiologie*. Suppl.-Band, XXXV(1): 118 pp.

Stagliano, D. 2006. Aquatic Ecologist. *In* :Natural Resource Information System Montana State Library. 11p.

Sobek, S. Durisch-Kaiser, E. Zurbrügg, R. Wongfun, N. Wessels, M. Pasche, N. and Wehrli, B. 2009. Organic carbon burial efficiency in lake sediments controlled by oxygen exposure time and sediment source. *Limnol. & Oceanogr.* 54: 2243-2254.

Sokal, R. & Rohlf, J. 2002. Introduction to Biostatisties. Reverve (eds.) 380 pp.

Sondergaard, M. Bruun, L. Lauridsen, T. Jeppesen, E. Madsen, T. 1996. The impact of grazing waterfowl on submerged macrophytes. In situ experiments in a shallow eutrophic lake. *Aquat. Bot.* 53: 73-84.

Spalding, R. Exner, M. Martin, G. and Snow, D. 1993. Effects of sludge disposal on groundwater nitrate concentrations. *J. Hydrol*. 142: 213-228.

Stoffels, R. Clarke, K. and Closs, G. 2005. Spatial scale and benthic community organisation in the littoral zones of large oligotrophic lakes: potential for cross-scale interactions. *Freshw. Biol.* 50: 1131-1145.

Stoll, S. Fischer, P. Klahold, P. Scheifhacken, N. Hofmann, H. Rothhaupt, K. 2008. Effects of water depth and hydrodynamics on the growth and distribution of juvenile cyprinids in the littoral zone of a large pre-alpine lake. *: J. Fish Biol.* 72: 1001-1022.

Straile, D. 1998. Biomass allocation and carbon flow in the pelagic food web of Lake Constance. *Arch. Hydrobiol. Spec. issues Advanc. Limnol.* 53: 545-563.

Straile, D. & Voss, M. unveröffentlicht. Analysing food web relationships with stable isotope abundances-A case study from Lake Constance. Unveröffentlicht.

Stur, E. & Ekrem, T. 2006. A revision of West Palaearctic species of the Micropsectra atrofasciata species group (Diptera: Chironomidae). *Zool J of the Linnean Soc*. 146: 165-225.

Sundh, I. Bastviken, D. and Tranvik, L. 2005. Abundance, Activity, and Community Structure of Pelagic Methane-Oxidizing Bacteria in Temperate Lakes. *Appl. Environ. Microbiol*. 71(11): 6746-6752.

Svenson, J. & Leonardson, L. 1996. Effects of bioturbation by tube-dwelling chironomid larvae on oxygen uptake and denitrification in eutrophic lake sediments *Freshw. Biol*. 35 (2): 289-300.

Syväranta, J. Hämäläinen, H. and Jones, R. 2006. Within-lake variability in carbon and nitrogen stableisotope signatures. *Freshw. Biol.* 51: 1090-1102.

Taipale, S. Kankaala, P. and Jones, R. 2007. Contributions of Different Organic Carbon Sources to Daphnia in the Pelagic Foodweb of a Small Polyhumic Lake: Results from Mesocosm DI^{13}C-Additions. *Ecosystems* 10: 757-772.

Teranes, J. & Bernasconi, M. 2000. The record of nitrate utilization and productivity limitation provided by δ^{15}N values in lake organic matte̤ study of sediment trap and core sediments from Baldeggersee, Switzerland. *Limnol Oceanogr.* 45:801-813.

Thebrath, B. Rothfuss, F. Whiticar, M. and Conrad, R. 1993. Methane production in littoral sediment of Lake Constance. *FEMS Microbiol. Ecol.* 102: 279-289.

Thienemann, A. 1954. Chironomus. Leben, Verbreitung und wirtschaftliche Bedeutung der Chironomiden. - E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 834 pp.

Tokeshi, M. 1986. Population dynamics, life histories and species richness in an epiphytic chironomid community. *Freshw. Biol.* 16: 431- 442.

Tokeshi, M. 1995, Production ecology. *In*: Armitage, P. Cranston, P & Pinder, L. The Chironomidae. Biology and ecology of non-biting midges. Chapman & Hall, London, 584 pp.

Tolonen, K. Hämäläinen, H. Holopainen, I. and Karjalainen, J. 2001. Influences of habitat type and envioronmetal variables on littoral macroinvertebrate communities in a large lake system. *Arch. Hydrobiol.* 152: 39-67.

Trudeau, V. & Rasmussen, J. 2003. The effect of water velocity on stable carbon and nitrogen isotope signatures of periphyton. *Limnol. & Oceanogr.* 48(6): 2194-2199.

Utermöhl, H. 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. Mitteilungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie 9:1-38.

Van der Nat, D. Tockner, K. Edwards, P. and Ward, J. 2003. Large wood dynamics of complex Alpine river flood plains. *J. N. Am Benthol. Soc*. 22: 35-50.

Van der Zanden M. & Rasmussen J. 1999. Primary consumers d13C and d15N and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology* 80: 1395-1404.

Vander Zanden, M. Cabana, G. and Rasmussen, J. 1997. Comparing trophic position of freshwater fish calculated using stable isotope nitrogen isotope ratios (δ^{15}N) and literature dietary data. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 54: 1142-1158.

Vander Zanden, M. Shuter, B. Lester, N. and Rasmussen, J. 2000. Within- and among-population variation in the trophic position of a pelagic predator, lake trout (Salvelinus namaycush). *Can. J. Fish Aquat. Sci*. 57: 725-731.

Vanderklift, M. & Ponsard, S. 2003. Sources of variation in consumer diet δ^{15}N enrichment: a metaanalysis. *Oecologia* 136: 169-182.

Van Kessel, C. Horwath, U. Hartwig, D. Harris, and Lüscher, A. 2000. Net soil carbon input under ambient and elevated CO2 concentrations: isotopic evidence after four years. *Global Change. Biol.* 6: 435- 444.

Velji, M. & Albright, L. 1986. The dispersion of adhered marine bacteria by pirophospate and ultrasound prior to direct counting. IFREMER, Actes de Colloques. 3: 249-259.

Vogel, J. 1978. Recycling of carbon in a forest environment. *Oecologia Plantarum* 13 (1): 89-94.

Voigt, C. & Matt, F. 2007. Nitrogen stress causes unpredictable enrichments of 15N in two nectar-feeding bat species. *J. Exp. Biol.* 207: 1741-1748.

Voβ, M. & Struck, U. 1997. Stable nitrogen and carbon isotopes as indicator of eutrophication of the Oder river (Baltic sea). *Mar. Chem.* 59: 35- 49.

Vuorio, K. Maili, M. Sarvala, J. 2006. Taxon-specific variation inhe stable isotopic signatures (δ^{13}C and δ^{15}N) of lake phytoplankton. *Freshw. Biol.* 51: 807-22.

Wada, E. Terazaki, M. Kabaya, Y. and Nemoto, T. 1987. δ^{15}N and δ^{13}C abundances in the Antarctic ocean with emphasis on the biogeochemical structure of the food web. *Deep-Sea Res.* 34: 829-841.

Wagner, 1968. Zur Beziehung der Besiedlungsdichte von Tubificiden und dem Nahrungsangebot im Sediment. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 53(5): 715-721.

Wagner, G. Schröder, G. and Gurtz, J. 2002. A model approach for in- and outflow calculation of upper Lake Constance: -An investigation of a 60 year time span and observations about the flood of 1999. *Limnologica* 32(1): 27-32.

Wantzen, K. Rothhaupt, K. Mörtl, M. Cantonati, M. G.-Tóth, L, Fischer, P. 2008. Ecological Effects of Water-Level Fluctuations in Lakes. *Hydrobiol*. 613: 1-184.

Wasmund, E. 1928. Die Strömungen im Bodensee. *Int. Revue Ges. Hydrobiol.* 19: 21-155.

Wetzel, R. 1995. Death, detritus and energy flow in aquatic ecosystems. *Freshw. Biol.* 33: 83-9.

Wetzel, R. 2001. Limnology. Lake and River Ecosystems. 3rd Ed. Academic Press, San Diego.

Whiticar, M. 1999. Carbon and hydrogen isotope systematics of bacterial formation and oxidation of methane. *Chem. Geol.* 161: 291-314.

Wiederholm, T. 1980. Use of benthos in lake monitoring. *J. Wat. Pollut. Control Fed*. 52: 537-547.

Williams, C. Buck, C. Sears, J. and Kitaysky, A. 2007. Effects of nutritional restriction on nitrogen and carbon stable isotopes in growing seabirds. *Oecologia* 153: 11-18.

Williamson, C. & Butler, N. 1986. Predation of rotifers by the suspension-feeding calanoid copepod Diaptomus pallidus. *Limnol. & Oceanogr.* 31: 393- 402.

Wilson, G. Andrews, J. and Bath, A. 1994. The nitrogen isotope composition of groundwater nitrates from the East Midlands Triassic Sandstone aquifer, England. *J. Hydrol.* 157: 35- 46.

Witthöft-Mühlmann, A. 1996. Die Populationsdynamik der Oligochaetenfauna im Bodensee in Abhängigkeit von der Sedimentation. Diplomarbeit Universität Köln, 90 S.

Witthöft-Mühlmann, A. Traunspurger, W. & Rothhaupt, K. 2005. Influence of river discharge and wind field on the freshwater meiofauna of a dynamic river mouth area. *Arch. Hydrobiol*. 163: 307-327.

Witthöft-Mühlmann, A. 2007. Die Meiofauna des Bodensee-Litorals im Einflussbereich der Schussenmündung. Dissertation an der Universität konstanz, 125pp.

Wittkugel, C. 1997. Autochthone Sedimente und deren Verlagerung im Litoral des Bodensees. Diplomarbeit an der Universität Hohenheim, 75 S.

Woltemate, I. Whiticar, M. and Schoell, M. 1984. Carbon and hydrogen isotopic composition of bacterial methane in a shallow freshwater lake. *Limnol. & Oceanogr.* 29(5): 985-992.

Wouter, J. Van de Bund, Goedkoop, W. and Johnson, R. 1996. Effects of Deposit-Feeder Activity on Bacterial Production and Abundance in Profundal Lake Sediment. *J. N. Am Benthol. Soc.* 13: 532-539.

Wu, J. Calvert, S. Wong, C. and Whitney, F. 1999. Carbon and nitrogen isotopic composition of sedimenting particulate material at Station Papa in the subartic northeast Pacific. *Deep Sea Res.* 46: 2793-2832.

Yamamuro, M. & Kayanne, H. 1995. Rapid direct determination of organic carbon and nitrogen in carbonate-bearing sediments with a Yanaco MT-5 CHN analyzer. *Limnol. & Oceanogr.* 40: 1001-1005.

Yurena, Y. Delgado, A. Castillo, A. Ibañez M. De la Nuez J. and Kowalewski, M. 2008. Stable isotope (δ18O, δ13C, and δD) signatures of recent terrestrial communities from a low-latitude, oceanic setting : Endemic land snails, plants, rain, and carbonate sediments from the eastern Canary Islands. *Chem. Geol.* 249 (3-4): 377-392.

Zah, R. and Uehlinger, U. 2001. Particulate organic matter inputs to a glacial stream ecosystem in the Swiss Alps. *Freshw. Biol.* 46: 1597-1608.

Zahner, R. 1964. Beziehung zwischen dem Auftretten von Tubificiden und der Zufuhr organischer Stoffe im Bodensee: *Int.Rev.ges. Hydrobiol*. 49: 417-454.

Zehnder, A. & Svensson, B. 1986. Life without oxygen-what can and what cannot? *Cell. Mol. Life Sci.* 42: 1197-1205.

VII Anhang

Anhang II-1: Varianzanalyse ANOVA Einwege der $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ Signaturen der Sinkstoffe aus dem Untersuchungsgebiet (FG) und (WH).

δ^{13} C-Sinkstoffe nach Untersuchungsgebiet

Quelle	DoF	Summe der Quadrate	Mittelwert der Quadrate	F Wert	P Wert
Modell	1	33,1	33,1	24,9	0,000021
Fehler	32	42,5	1,3		

δ^{15} N- Sinkstoffe nach Untersuchungsgebiet

Quelle	DoF	Summe der Quadrate	Mittelwert der Quadrate	F Wert	P Wert
Modell	1	4,1	4,1	4,5	0,04
Fehler	32	29,2	0,9		

δ^{15} N- Sinkstoffe Jahreszeitliche Variabilität am FG

Quelle	DoF	Summe der Quadrate	Mittelwert der Quadrate	F Wert	P Wert
Modell	1	7,9	7,9	27,8	0,0018
Fehler	14	126,9	1,9		

δ^{15} N- Sinkstoffe Jahreszeitliche Variabilität am WH

Quelle	DoF	Summe der Quadrate	Mittelwert der Quadrate	F Wert	P Wert
Modell	1	7,1	7,1	10	0,007
Fehler	14	9,9	0,7		

Anhang III-1: Varianzanalyse ANOVA Einwege und Tukey Test der $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ Signaturen der Chironomidentaxa aus dem Untersuchungsgebiet (FG).

δ^{13} C-zwischen Chironomidentaxa am Untersuchungsgebiet (FG)

Quelle	**DoF**	**Summe** der Quadrate	**Mittelwert** der Quadrate	**F Wert**	**P Wert**
Modell	2	57,3	28,6	50,1	6,3E-09
Fehler	22	12,6	0,6		

δ^{13} C-zwischen Chironomidentaxa mit Tukey Test

Datensatz	**Mittelwert**	**Differenz der** simultane Mittelwerte	**Unteres Limit** r Konfidenzintervalle	**Oberes Limit**	**bei 0,05 Ebene**
Micropsectra sp.	-30,4				
Macropelopia sp.	-31,0	0,6	-0,6	1,7	Nein
Paracladopelma sp.	-35,1	4,7	3,5	5,9	Ja
Macropelopia sp.	-31,0				
Paracladopelma sp.	-35,1	4,1	2,6	5,7	Ja

δ^{15} N- zwischen Chironomidentaxa am Untersuchungsgebiet (FG)

Quelle	**DoF**	**Summe** der Quadrate	**Mittelwert** der Quadrate	**F Wert**	**P Wert**
Modell	2	2,3	1,1	0,3	0,7
Fehler	22	86,1	3,9		

δ^{15} N-zwischen Chironomidentaxa mit Tukey Test

Datensatz	**Mittelwert**	**Differenz der** simultane Mittelwerte	**Unteres Limit** r Konfidenzintervalle	**Oberes Limit**	**bei 0,05 Ebene**
Micropsectra sp.	13,9				
Macropelopia sp.	13,4	0,6	-0,8	2,0	Nein
Paracladopelma sp.	13,3	0,7	-0,7	2,1	Nein
Macropelopia sp.	13,4				
Paracladopelma sp.	13,3	0,1	-1,7	2,0	Nein

Anhang III-2: Varianzanalyse ANOVA Einwege der $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ Signaturen der Chironomidentaxa *Micropsectra* sp. Aus dem Untersuchungsgebiet (FG) und (WH).

δ^{13} C-Micropsectra sp. nach Untersuchungsgebiet

Quelle	DoF	Summe der Quadrate	Mittelwert der Quadrate	F Wert	P Wert
Modell	1	339,6	339,6	113,6	3,5E-11
Fehler	27	80,7	2,9		

δ^{15} N- Micropsectra sp. nach Untersuchungsgebiet

Quelle	DoF	Summe der Quadrate	Mittelwert der Quadrate	F Wert	P Wert
Modell	1	114,8	114,8	156	9,8E-13
Fehler	27	19,9	0,7		

δ^{13} C-Oligochaeten nach Untersuchungsgebiet

Quelle	DoF	Summe der Quadrate	Mittelwert der Quadrate	F Wert	P Wert
Modell	1	108,8	108,8	57,4	1,4E-10
Fehler	67	126,9	1,9		

δ^{15} N- Oligochaeten nach Untersuchungsgebiet

Quelle	DoF	Summe der Quadrate	Mittelwert der Quadrate	F Wert	P Wert
Modell	1	764,1	764,1	1194,2	0
Fehler	67	42,9	0,6		

Anhang IV-1: Varianzanalyse ANOVA Einwege und Tukey Test der Variabilität der $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ Signaturen der Primärproduzenten. In der Tabelle sind mit „Nein“ diejenigen Fälle gekennzeichnet, bei denen das $\delta^{13}C$ der Primärproduzenten keine signifikanten Unterschiede aufweist, während mit „Ja“ für $\delta^{15}N$ die Fälle mit deutlichen Differenzen angegeben sind.

δ^{13} C-Variabilität der Primäproduzenten

Quelle	**DoF**	**Summe der Quadrate**	**Mittelwert der Quadrate**	**F Wert**	**P Wert**
Modell	9	2063,3	229,3	397,5	0
Fehler	61	35,2	0,6		

δ^{13} C-Variabilität mit Tukey test

Datensatz Mittelwert		**Vergleich**	**Differenz der simultane Mittelwerte**	**Unteres Limit der Konfidenzintervalle**	**Oberes Limit**	**bei 0,05 Ebene**
T.Pflanzen	t; -28,73	es-t	0,4	-0,8	1,6	Nein
Epilithon Schussen	es; -28,33	s-t	0,6	-0,6	1,8	Nein
Epilithon Uttwil	eu; -25,25	s-es	0,2	-1,4	1,8	Nein
Sinkstoffe	s; -28,41	cc-ca	0,0	-2,0	2,0	Nein
Phytoplankton	p; -32,14	pp-ca	0,5	-1,6	2,5	Nein
Chara aspera	ca; -14,57	pp-cc	0,5	-1,6	2,5	Nein
Chara contraria	cc; -14,56	ps-pu	-1,3	-3,3	0,8	Nein
Potamogeton pecninatus	pp; -14,11					
P.perfoliatus Uttwil	pu; -18,20					
P.perfoliatus Schussen	ps; -19,48					

δ^{15} N -Variabilität der Primärproduzenten

Quelle	**DoF**	**Summe der Quadrate**	**Mittelwert der Quadrate**	**F Wert**	**P Wert**
Modell	9	526,2	58,5	10,7	2,6E-09
Fehler	61	353,9	5,8		

δ^{15} N-Variabilität mit Tukey Test

Datensatz Mittelwert		**Vergleich**	**Differenz der simultane Mittelwerte**	**Unteres Limit der Konfidenzintervalle**	**Oberes Limit**	**bei 0,05 Ebene**
T.Pflanzen	t; -0,64	es-t	6,9	3,1	10,7	Ja
Epilithon Schussen	es; 6,28	eu-t	6,7	2,5	10,9	Ja
Epilithon Uttwil	eu; 6,07	s-t	6,1	2,3	9,9	Ja
Sinkstoffe	s; 5,60	p-t	4,8	1,3	8,3	Ja
Phytoplankton	p; 4,16	pu-t	5,5	0,8	10,3	Ja
Chara aspera	ca; 1,49					
Chara contraria	cc; 1,66					
Potamogeton pecninatus	pp; 2,80					
P.perfoliatus Uttwil	pu; 4,89					
P.perfoliatus Schussen	ps; 3,11					

Anhang IV-2: Die Artzusammensetzung für das Epiphyton des Litoralbereichs vor Uttwil und vor der Schussen.

Epiphyten Uttwill	**Anzahl**	**Epiphyten Schussen**	**Anzahl**
Achnanthes lanceolata	2	*Achnanthes minutissima*	3
Achnanthes minutissima	7	*Achnanthes ovalis*	1
Amphora pediculus	1	*Amphora pediculus*	4
Aphanocapsa elachista	1	*Coconeis pediculus*	1
Coconeis placentula	1	*Coconeis placentula*	2
Cosmarium sp.	3	*Cosmarium* sp.	2
Cyclotella ocellata	2	*Cyclotella ocellata*	2
Cymbella amphicephala	3	*Cymbella prostrata*	3
Cymbella prostrata	3	*Fragilaria capucina*	8
Diatoma vulgaris	4	*Fragilaria pinnata*	4
Fragilaria capucina	1	*Hormogonales klein*	2
Fragilaria pinnata	2	*Navicula menisculus*	5
Gomphonema minutum	8	*Navicula radiosa*	5
Navicula menisculus	1	*Navicula* sp.	7
Navicula radiosa	1	*Nitschia disspata*	4
Navicula rheinhardtii	1	*Nitschia palea*	1
Navicula lanceolata	1	*Nitschia* sp.	5
Navicula sp.	3	*Phacotus lendneri*	3
Nitschia palea	1	*Planktothrix agardhii*	2
Nitschia recta	2	*Pseudanabaena catenata*	2
Rhoicocphenia abbreviata	2	*Scenedesmus*	7
Scenedesmus	2	*Stephanodiscus alpinus*	1
Synedra acus	3	*Stephanodiscus parvus*	1
		Synechococcus sp.	20
		Ulothrix sp.	30

Anhang IV-3: Varianzanalyse ANOVA Einwege und Tukey Test der $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ Signaturen der Chironomidentaxa aus dem Litoral Untersuchungsgebiet vor Schussen und vor Uttwil.

δ15N-zwischen Chironomidentaxa am Uttwil

Quelle	DoF	Summe der Quadrate	Mittelwert der Quadrate	F Wert	P Wert
Modell	3	2,1	0,7	0,3	0,80
Fehler	11	22,7	2,1		

δ13C-zwischen Chironomidentaxa am Uttwil

Quelle	DoF	Summe der Quadrate	Mittelwert der Quadrate	F Wert	P Wert
Modell	3	22,9	7,6	3,9	0,04
Fehler	11	21,5	2,0		

δ13C-zwischen Chironomidentaxa mit Tukey Test

Datensatz Mittelwert	Vergleich	Differenz der simultane Mittelwerte	Unteres Limit der Konfidenzintervalle	Oberes Limit	bei 0,05 Ebene
Chironomus plumosus (p; -27,6)	pm	-0,4	-3,0	2,3	Nein
Microtendipes, (m; -27,2)	tm	-3,5	-7,1	0,4	Nein
Procladius (t; -30,7)	tp	-3,1	-6,4	0,5	Nein
Demicryptochironomus (d; -25,7)	dm	1,5	-3,2	6,5	Nein
	dp	1,9	-2,5	6,7	Nein
	dt	5,0	-0,2	10,5	Nein

δ13C-zwischen Chironomidentaxa am Schussen

Quelle	DoF	Summe der Quadrate	Mittelwert der Quadrate	F Wert	P Wert
Modell	3	4,8	1,6	0,9	0,47
Fehler	15	27,5	1,8		

δ15N-zwischen Chironomidentaxa am Schussen

Quelle	DoF	Summe der Quadrate	Mittelwert der Quadrate	F Wert	P Wert
Modell	3	7,9	2,6	4,6	0,01
Fehler	15	8,6	0,6		

δ15N-zwischen Chironomidentaxa mit Tukey Test

Datensatz Mittelwert	Vergleich	Differenz der simultane Mittelwerte	Unteres Limit der Konfidenzintervalle	Oberes Limit	bei 0,05 Ebene
Stictochironomus (s; 10,2)	ms	1,1	-0,5	2,7	Nein
Monodimesa (m; 11,3)	ps	1,5	-0,8	3,7	Nein
Paratrichocladius (p; 11,6)	pm	0,4	-2,3	3,0	Nein
Cryptochironomus (c; 8,9)	cs	-1,3	-2,9	0,4	Nein
	cm	-2,4	-4,6	-0,2	Ja
	cp	-2,8	-5,4	-0,1	Ja

Anhang IV-4: Varianzanalyse ANOVA Einwege der $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ Signaturen der Chironomiden und Oligochaeten zwischen beide Probenahmestelle.

η13 C-Chironomiden nach Untersuchungsgebiet

Quelle	DoF	Summe der Quadrate	Mittelwert der Quadrate	F Wert	P Wert
Modell	1	2,2	2,2	0,9	0,34
Fehler	32	76,6	2,4		

η15 N- Chironomiden nach Untersuchungsgebiet

Quelle	DoF	Summe der Quadrate	Mittelwert der Quadrate	F Wert	P Wert
Modell	1	75,3	75,3	58,5	1,02E-08
Fehler	32	41,2	1,3		

η13 C-Oligochaeten nach Untersuchungsgebiet

Quelle	DoF	Summe der Quadrate	Mittelwert der Quadrate	F Wert	P Wert
Modell	1	1,0	1,0	2,3	0,14
Fehler	30	12,5	4,4		

ηη15 N- Oligochaeten nach Untersuchungsgebiet

Quelle	DoF	Summe der Quadrate	Mittelwert der Quadrate	F Wert	P Wert
Modell	1	3,6	3,6	3,2	0,08
Fehler	30	33,8	1,1		

Anhang IV-5: Varianzanalyse ANOVA Einwege und Tukey Test der Zeitlichen Variabilität der $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ Signaturen des *Chironomus plumosus* vor Uttwil und *Sticthochironomus* vor Schussen.

Zeitliche η←13 C-Chironomus plumosus					
Quelle	**DoF**	**Summe der Quadrate**	**Mittelwert der Quadrate**	**F Wert**	**P Wert**
Modell	2	14,0	7,0	108,3	7,6 E-5
Fehler	5	0,3	0,1		
ηZeitliche η←C-Chironomus plumosus mit Tukey Test					
Datensatz Mittelwert	**Vergleich**	**Differenz der simultane Mittelwerte**	**Unteres Limit der Konfidenzintervalle**	**Oberes Limit**	**bei 0,05 Ebene**
Frühling (f; -28,34)	s-f	-0,5	-1,3	0,2	Nein
Sommer (s; -28,86)	o-f	2,4	1,6	3,1	Ja
Oktober (o; -25,95)	o-s	2,9	2,2	3,6	Ja
Zeitliche η←15 N -Chironomus plumosus					
Quelle	**DoF**	**Summe der Quadrate**	**Mittelwert der Quadrate**	**F Wert**	**P Wert**
Modell	2	11,7	5,8	9,4	0,02
Fehler	5	3,1	0,6		
Zeitliche η15 N-Chironomus plumosus mit Tukey Test					
Datensatz Mittelwert	**Vergleich**	**Differenz der simultane Mittelwerte**	**Unteres Limit der Konfidenzintervalle**	**Oberes Limit**	**bei 0,05 Ebene**
Frühling (f; 5,26)	s-f	1,9	-0,5	4,2	Nein
Sommer (s; 7,12)	o-f	3,1	0,8	5,5	Ja
Oktober (o; 8,38)	o-s	1,3	-0,9	3,4	Nein
Zeitliche η←13 C-Sticthochironomus					
Quelle	**DoF**	**Summe der Quadrate**	**Mittelwert der Quadrate**	**F Wert**	**P Wert**
Modell	2	25,7	12,9	212,6	6,4E-09
Fehler	10	0,6	0,1		
ηZeitliche η←C-Sticthochironomus mit Tukey Test					
Datensatz Mittelwert	**Vergleich**	**Differenz der simultane Mittelwerte**	**Unteres Limit der Konfidenzintervalle**	**Oberes Limit**	**bei 0,05 Ebene**
Frühling (f; -29,43)	s-f	0,7	0,2	1,2	Nein
Sommer (s; -28,75)	o-f	3,2	2,8	3,7	Ja
Oktober (o; -26,21)	o-s	2,5	2,0	3,1	Ja
Zeitliche η←15 N -Sticthochironomus					
Quelle	**DoF**	**Summe der Quadrate**	**Mittelwert der Quadrate**	**F Wert**	**P Wert**
Modell	2	4,0	2,0	8,0	0,01
Fehler	10	2,5	0,3		
Zeitliche η15 N-Sticthochironomus mit Tukey Test					
Datensatz Mittelwert	**Vergleich**	**Differenz der simultane Mittelwerte**	**Unteres Limit der Konfidenzintervalle**	**Oberes Limit**	**bei 0,05 Ebene**
Frühling (f; 10,22)	s-f	0,5	-0,4	1,5	Nein
Sommer (s; 10,75)	o-f	-0,9	-1,8	-0,1	Ja
Oktober (o; 9,28)	o-s	-1,4	-2,5	-0,4	Ja

Anhang IV-6: Varianzanalyse ANOVA Einwege und Tukey Test der Zeitliche Variabilität der $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ Signaturen des Oligochaeten am Untersuchungsgebiet Uttwil Schussen.

Zeitliche η-13 C-Oligochaeten am Litoral vor Uttwil

Quelle	DoF	Summe der Quadrate	Mittelwert der Quadrate	F Wert	P Wert
Modell	2	5,49	2,8	19,4	0,00007
Fehler	15	2,13	0,1		

Zeitliche η-C-Oligochaeten mit Tukey Test

Datensatz Mittelwert	Vergleich	Differenz der simultane Mittelwerte	Unteres Limit der Konfidenzintervalle	Oberes Limit	bei 0,05 Ebene
Frühling (f; -27,63)	s-f	-0,4	-1,0	0,2	Nein
Sommer (s; -28,04)	o-f	0,9	0,4	1,5	Ja
Oktober (o; -26,72)	o-s	1,3	0,8	1,9	Ja

Zeitliche η-15 N -Oligochaeten am Litoral vor Uttwil

Quelle	DoF	Summe der Quadrate	Mittelwert der Quadrate	F Wert	P Wert
Modell	2	9,9	5,0	14,2	0,00034
Fehler	15	5,2	0,3		

Zeitliche η15 N-Oligochaeten mit Tukey Test

Datensatz Mittelwert	Vergleich	Differenz der simultane Mittelwerte	Unteres Limit der Konfidenzintervalle	Oberes Limit	bei 0,05 Ebene
Frühling (f; 8,71)	s-f	0,2	-0,7	1,1	Nein
Sommer (s; 8,94)	o-f	-1,5	-2,3	-0,6	Ja
Oktober (o; 7,27)	o-s	-1,7	-2,6	-0,8	Ja

Zeitliche η-13 C-Oligochaeten am Litoral vor Schussen

Quelle	DoF	Summe der Quadrate	Mittelwert der Quadrate	F Wert	P Wert
Modell	2	1,6	0,8	3,9	0,06
Fehler	11	2,5	0,2		

Zeitliche η-15 N -Oligochaeten am Litoral vor Schussen

Quelle	DoF	Summe der Quadrate	Mittelwert der Quadrate	F Wert	P Wert
Modell	2	8,6	4,3	4,7	0,03
Fehler	11	10,1	0,9		

Zeitliche η15 N-Oligochaeten mit Tukey Test

Datensatz Mittelwert	Vergleich	Differenz der simultane Mittelwerte	Unteres Limit der Konfidenzintervalle	Oberes Limit	bei 0,05 Ebene
Frühling (f; 7,94)	s-f	1,7	0,1	3,3	Ja
Sommer (s; 9,64)	o-f	1,5	-0,4	3,4	Nein
Oktober (o; 9,42)	o-s	-0,2	-2,1	1,6	Nein

Anhang IV-7: Varianzanalyse ANOVA Einwege und Tukey Test räumliche Variabilität der $\delta^{13}C$ und $\delta^{15}N$ Signaturen des Zooplankter am Untersuchungsgebiet Uttwil Schussen

□13 C-Zooplankton aus beide Untersuchungsgebiet

Quelle	DoF	Summe der Quadrate	Mittelwert der Quadrate	F Wert	P Wert
Modell	1	17,2	17,2	1,8	2,00E-01
Fehler	14	135,64	9,64		

□13 C-Daphnias nach Untersuchungsgebiet

Quelle	DoF	Summe der Quadrate	Mittelwert der Quadrate	F Wert	P Wert
Modell	1	2,8	2,8	387,8	3,90E-05
Fehler	4	0,02	0,01		

□15 N- Daphnias nach Untersuchungsgebiet

Quelle	DoF	Summe der Quadrate	Mittelwert der Quadrate	F Wert	P Wert
Modell	1	3,4	3,4	52,8	2,00E-03
Fehler	4	0,3	0,1		

□13 C-Cyclops Copepode nach Untersuchungsgebiet

Quelle	DoF	Summe der Quadrate	Mittelwert der Quadrate	F Wert	P Wert
Modell	1	28,3	28,3	24,4	0,002
Fehler	6	6,9	1,2		

□15 N- Cyclops Copepode nach Untersuchungsgebiet

Quelle	DoF	Summe der Quadrate	Mittelwert der Quadrate	F Wert	P Wert
Modell	1	0,1	0,1	0,3	0,6
Fehler	6	1,4	0,2		

□13 C-Eudiaptomus gracilis nach Untersuchungsgebiet

Quelle	DoF	Summe der Quadrate	Mittelwert der Quadrate	F Wert	P Wert
Modell	1	28,9	28,9	72,4	0,001
Fehler	4	1,6	0,4		

□15 N- Eudiaptomus gracilis nach Untersuchungsgebiet

Quelle	DoF	Summe der Quadrate	Mittelwert der Quadrate	F Wert	P Wert
Modell	1	0,04	0,04	0,1	0,78
Fehler	4	1,6	0,4		

Abgrenzung der Eigenleistung:

Kapitel II: Beteiligung bei Felduntersuchungen, Durchführung der Elementar- und Isotopenanalysene, Analyse der Daten.

Kapitel III: Beteiligung bei Felduntersuchungen Durchführung der Elementar- und Isotopenanalysene, Analyse der Daten.

Kapitel IV: Selbständige Konzeption und Durchführung der Freilanduntersuchungen Durchführung der Elementar- und Isotopenanalysene, Analyse der Daten.

Ich erkläre hiermit, dass ich die vorliegende Arbeit ohne unzulässige Hilfe Dritter und ohne Benutzung anderer als der angegebenen Hilfsmittel angefertigt habe. Die aus anderen Quellen direkt oder indirekt übernommenen Daten und Konzepte sind unter Angabe der Quelle gekennzeichnet. Weitere Personen, insbesondere Promotionsberater, waren an der inhaltlich materiellen Erstellung dieser Arbeit nicht beteiligt. Die Arbeit wurde bisher weder im In- noch im Ausland in gleicher oder ähnlicher Form einer anderen Prüfungsbehörde vorgelegt.

Konstanz, im März 2010

Norka Fuentes

Danksagung

Ich möchte allen danken, die mich dabei unterstützt haben, diese Dissertation zu schreiben. Für mich war die Zeit während der Anfertigung meiner Doktorarbeit überaus anregend und lehrreich.

Ermöglicht wurde meine Doktorarbeit durch die großzügige Finanzierung des Deutschen Akademischen Austauschdienstes (DAAD) und die logistische Unterstützung am Institut für Seenforschung der Landesanstalt für Umwelt, Messungen und Naturschutz Baden-Württemberg (LUBW). Besonders möchte ich dem DAAD für seine stetige Unterstüzung danken und für die Möglichkeit in Deutschland zu leben, ein Land, das mich freundlich und mit Achtung aufgenommen hat und in dem ich Freunde zurück ließ, die immer in meinem Herzen bleiben werden.

Mein Betreuer in Langenargen, Dr. Hans Güde, stand mir jederzeit für inhaltliche Diskussionen und sprachliche verbesserung meiner Doktorarbeit zur Verfügung. So konnte ich meine fachlichen Grenzen erweitern und lernte von ihm viel über wissenschaftliches Arbeiten. Danke Hans für die tolle Betreuung.

Meinem akademischen Betreuer, Priv. Doz. Dr. Dietmar Straile, möchte ich herzlich danken für die Möglichkeit, in seiner Arbeitsgruppe zu promovieren und für die dabei geleistete verantwortungsvolle Mitbetreuung meiner Arbeit. Mein Dank gilt auch dem zweiten Gutachter Prof. Dr. Rothhaupt und dem dritten Prüfer Prof. Dr. Wikelski für eure Bereitschaft, sich mit meiner Arbeit kritisch auseinanderzusetzen.

Beim Direktor des Instituts für Seenforschung der LUBW, Dr. Heinz-Gerd Schröder bedanke ich mich für die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes. Ebenso bedanke ich mich bei ihm und den wissenschaftlichen Mitarbeitern Dr. Reiner Kümmerlin, Dr. Martin Wessels und Dr. Hans-Bernd Stich für wertvolle inhaltliche Diskussionen. Ein besonder Dank gilt Dr. Thomas Wolf und Dr. Harald Hetzenauer für die guten und lebendigen Erinnerungen an gemeinsame Erlebnisse und auch wertvolle inhaltliche Diskussionen.

Danken möchte ich auch Dr. Rudi Schäufele am Lehrstuhl für Grünlandlehre der Technischen Universität München für seinen Rat und die Unterstützung bei den Isotopen-Messungen.

Bei allen Mitarbeitern der Institut für Seenforschung der LUBW möchte ich mich für eine anstrengende, aber auch erfolgreiche Zeit bedanken, wozu jeder Einzelne beigetragen hat, geprägt wurde, insbesondere für die Hilfe bei Freiland- und Laborarbeiten. Danke Barbara Haibel, Kirstin König, Hartmut Kaiser, Viola Burkhardt-Gehbauer, Erwin Rinné, Kurt Sarembe, Andreas Schießl und Julius Pietruske. Besorderen Brigitte Engesser Dank für die Unterstütz bei

der Anfertigung meiner Doktorarbeit und für die guten und lebendigen Erinnerungen an gemeinsame Erlebnisse sowohl in der Insitutsküche als auch gemeinsam mit der Familie in Chile.

Bei Thomas Heege bedanke ich mich für die Unterstützung, die er mir während des Aufenthalltes in Deutschland entgegen gebracht hat.

Ich möchte ebenfalls Dr. Stephen Wolf und Dr. Mario Pino für ihre Hilfe bei meiner Rückkehr nach Chile danken.

Besonders wertvoll war für mich auch die von Mathias Rée erbrachte Hilfe, der mit viel Geduld und Hingabe bei Übersetzungen und Korrekturen einiger Textteile zur Seite stand. Vielen Dank, du hast deine Sache sehr gut gemacht.

Ein ganz herzliches „Dankeschön“ auch für Heraldo Contreras, meiner Mutter Norca González und meinen Sohnen Yerko und Gabriel für ihre Geduld und Unterstützung in den letzten Jahren.

LEBENSLAUF

Name	: Norka Fuentes González
Geburtsort	: Santiago de Chile.
Geburtsdatum	: 8 November 1970
Staatsangehörigkeit	: Chile
Akademischer Titel	: Meeresbiologin, Meeresbiologie Diplom.
E-mail	: norka.fuentes@web.de
Heutige Tätigkeit	: DAAD Stipendiatin.



A. STUDIUM

Technisches Studium	1989-1990	Publizist (Ohne Abschluß), ITESA Institut Santiago de Chile.
Abitur	1992	Santiago de Chile.
Universitätsstudium	1993-1997	Universidad Austral de Chile, Meeresbiologie.
Diplomarbeit	1998-1999	Zeitliche und Räumliche Variabilität von Schwer-Metallen in dem mitteltleren und oberen Valdivia Ästuar.
Diplomprüfung	2000	Meeresbiologie Diplom. (Bezeichnung 7,0; Noten-skala: eins bis sieben)
Stipendium	2002	DAAD Stipendium.
Doktorarbeit	2002	Lehrstuhl Geologie der TUM. Thema: Mollusken als Umweltindikatoren. Wechsel der Doktorarbeit zur Univ. Konstanz, da der Betreuer Prof. Müller verstarb.
Doktorarbeit	2004 bis Heute	Lehrstuhl für Limnologie der Universität Konstanz und Institut für Seenforschung Langenargen, Landesanstalt für Unweltschutz Baden-Württemberg. Analyse des allochthon eingetragenen Fluß-Sestons und der autoch- thoner Primär produzenten in der Nahrungs- kette sowie ihre Wechselbeziehungen aus drei unterschiedliche Lebensräumen des Boden- sees mit Hilfe von stabilen Isotopen ($\delta^{15}N$, $\delta^{13}C$).

B. TEILNAHME AN FORSCHUNGSPROJEKTEN

1997	:	Universität Concepción (Chile): Sedimentologische und geochemische Entwicklung des Kleinen Sees im Concepcion Stadt (wissenschaftliche Beihilfe).
2000	:	Universität Validivia (Chile): Sedimentologisches Milieu des Methan-Gases in der letzten Interglazialablagerung (wissenschaftliche Beihilfe).
2000 - 2001	:	Universität Validiva (Chile): Laborassistentin und Co-Autor in einem Gemeinsamen Forschungsprojekt der Universidad Austral Valdivia und dem Chilenischen Bergbauministerium SERNAGEOMIN Herkfunf, natürliches Niveau und anthropogenische Beeinfluss in der Schwermetallen Konzentration des Valdivia Ästuar.
2003	:	Limnologische Station der TU München: Untersuchung von Primärproduzenten in Seen mit unterschiedlicher Trophie. Beteiligung an der Projektausarbeitung, Durchführung und Auswertung.
2008	:	IFOP (Chile): Ausarbeitung des Projekts (FONDEF) "Modelle zur durchführung von umweltrelevanten Aktivitäten", im Auftrag einer NGO in der "Región de Los Lagos", Chile.
2009	:	IFOP (Chile): Projektleiterin "Umweltberatung in der Región de Los Lagos, Chile.

C. LEHRERFAHRUNG

Praktikums-Betreuung 1999 (2 Semester)	:	Institut für Geowissenschaften, Universidad Austral de Chile: **Assistentin**. Praktikum Geologie "GEOG100", Einführung in die Geowissenschaften für Studiengänge der Forst- und Landwirtschaft, Bauingenieurwesen und Meeresbiologie.
Sommerkurs-Betreuung 2002-2003	:	Limnologisches Institut, Iffeldorf (T.U. München): **Ausführende Wissenschaftlerin im Sommer-kurs.** Süßwasser–Zooplankton für Studierende des Fachs Biologie der T.U. München.

KONGRESSBEITRÄGE

- Norka Fuentes und Mario Pino, 2001. Zeitliche und Räumliche Variabilität von Schwerenmetalen im mittleren und oberen Valdivia Ästuar. Kongress für Meereskunde in Valparaíso, Chile.

- Hans Güde, Norka Fuentes, Walter Traunspurger, Martin Wessel, 2007. Einfluss allochthoner und autochthoner Sedimentation auf benthische Lebensgemeinschaften des Bodensees. Deutsche Gesellschaft für Limnologie (DGL) – Tagungsbericht 2006 (Dresden), Werder 2007.

- Norka Fuentes, Hans Güde, Dietmar Straile, 2007. Anwendung von stabilen $\delta^{13}C$-Isotopen bei limnologischen Untersuchungen des Bodensees. Limnologenkongress, Santiago de Chile.

- Norka Fuentes, Hans Güde und Dietmar Straile. Allochthonous organic carbon supply : a significant source of nutrition for littoral and profundal benthic animal communities of Lake Constance ? Symposium The Role of Littoral Processes in Lake Ecology Hegne (Lake Constance), Germany January 29 to 31, 2010.

4. agosto 2010