

Algenbestände an den Molasse-Steilwänden des Überlinger Sees (Bodensee) – früher und heute

WOLFGANG SCHÜTZ, LYDIA KING, MARCO CANTONATI & NORBERT LEIST

Kurzfassung

Zwischen 2017 und 2019 wurde der Aufwuchs mehrerer Molasse-Steilwände im Überlinger See (Bodensee) untersucht, um die vor 100 Jahren durch LAUTERBORN und ZIMMERMANN erhobenen Befunde mit dem heutigen Zustand zu vergleichen. Eine vor 100 Jahren noch reiche und ausgedehnte Algenbesiedlung war nur noch in spärlichen Resten vorhanden und nur zu einem kleinen Teil mit dem früheren Artenbestand identisch. Ebenso war die damals ausgeprägte, bis in fast 40 m Tiefe reichende Zonierung mit ihren charakteristischen Leitarten nicht mehr zu erkennen. Auch die weltweit seltene Braunalge *Bodanella lauterbornii*, ehemals ein wesentlicher Bestandteil des benthischen Aufwuchses, wurde nicht mehr gefunden. Der Bewuchs mit Makrophyten war gering, reichte aber bis in 30 m Tiefe. Als Hauptgrund für den massiven Rückgang der benthischen Besiedlung durch Algen lässt sich die in den späten 1960er Jahren einsetzende Invasion der Molassewände durch die Zebrauschel (*Dreissena polymorpha*) benennen, die an den betauchten Wänden bis in mindestens 30 m Tiefe ausgedehnte Bestände bildet, seit kurzem zusammen mit der ebenfalls invasiven Art *Dreissena rostriformis*. Den bei weitem größten Artenreichtum unter den vorgefundenen Benthosalgen haben die Diatomeen mit 132 Taxa. Auffallend war der extreme Unterschied in der Artenzusammensetzung der Diatomeen (Herbstproben) zwischen der oberflächennahen (< 15 m) und der tieferen Zone (> 15 m). Die Dominanz und die weitgehende Beschränkung mehrerer kleinschaliger Taxa (v.a. *Nupela* sp.) auf Tiefen > 15 m war bisher vom Bodensee nicht bekannt.

Abstract

Epilithic algae on the steep molasse walls of the Überlinger See (Lake Constance) – past and present
The epilithon of steep molasse walls was investigated in Überlinger See (part of Lake Constance) between 2017 and 2019 in order to compare the current condition to the findings of LAUTERBORN and ZIMMERMANN from 100 years ago. Only scanty remains of the formerly rich and extensive algal vegetation were found. Moreover, immense changes in phytobenthos species composition have occurred. The formerly pronounced depth zonation with its characteristic indicator species, reaching almost 40 m down, does no longer exist. Likewise the brown alga *Bodanella lauterbornii*, which is rare worldwide and was formerly a major component of the epilithon, was not found. The growth of macrophytes

was sparse yet reached a depth of 30 m. The main reason for the strong decline in benthic colonisation by algae was obvious: The zebra mussel *Dreissena polymorpha* had invaded the molasse walls from the late 1960s onwards. Presently, this species forms extensive beds on the walls up to a depth of 30 m, lately together with the new invader *Dreissena rostriformis*. The diatoms showed by far the greatest species richness (132 taxa) among the benthic algae. Most striking was the difference in species composition (autumn samples) between the near-surface samples (< 15 m) and samples from deeper zones (> 15 m). The dominance and extensive restriction to depths > 15 m of a number of species with small frustules was hitherto not known for Lake Constance.

Autoren

Dr. WOLFGANG SCHÜTZ, Im Jägeracker 28, D-79312 Emmendingen; E-Mail: wolf.schuetz@gmx.de
Dr. LYDIA KING, Basler Landstr. 54, D-79111 Freiburg; E-Mail: brachysira@live.com
Dr. MARCO CANTONATI, MUSE – Museo delle Scienze, Corso del Lavoro e della Scienza 3, I-38123 Trento; E-Mail: marco.cantonati@muse.it
Prof. Dr. NORBERT LEIST, Brahmstrasse 25, D-76669 Bad Schönborn; E-Mail: norbert.leist@t-online.de

1 Einleitung

Die ersten Untersuchungen des benthischen Algen-Aufwuchses auf den unterseeischen Molassewänden im Überlinger See reichen mittlerweile 100 Jahre zurück (LAUTERBORN 1922). Auf den von Kalksinter überzogenen, oft bis in große Tiefen abfallenden Steilwänden fand LAUTERBORN von Algen dominierte krustige Beläge, deren eigentümliche Beschaffenheit zu einer weiteren Untersuchung durch ZIMMERMANN (1927) führte. Die von LAUTERBORN und ZIMMERMANN beschriebene Biozönose fand sich damals nur an den wenigen, steil abfallenden Abschnitten des Seefußes. Einen ausgedehnten Steilufer-Bereich gibt es zwischen Wallhausen und der Marienschlucht, einige weitere, deutlich schmalere Abschnitte am gegenüberliegenden Ufer bei Überlingen und Meersburg. An Uferabschnitten mit zu flachem Böschungswinkel kamen die typischen Algen-

krusten nicht vor (ZIMMERMANN 1927). Da eine Betauchung in größeren Tiefen um 1920 noch nicht möglich war, entnahmen sowohl LAUTERBORN als auch ZIMMERMANN ihre Proben vom Boot aus, mit Hilfe von Schleppnetzen. Mit den Netzen wurden Stücke von der Oberfläche der Steilwände abgerissen und an die Oberfläche befördert.

Weitere Untersuchungen des Aufwuchses auf diesen Molassewänden sind uns nicht bekannt. Seit dieser Zeit haben jedoch die Lebensbedingungen für viele Organismen im Bodensee einschneidende Veränderungen erfahren. Besonders hervorzuheben sind die Einwanderung von Neozoen, insbesondere der Zebamuschel (*Dreissena polymorpha*) und eine Eutrophierung im weiteren Verlauf des 20. Jahrhunderts, die zu Algenblüten und einer generellen Verringerung der Sichttiefen führte (JOCHIMSEN et al. 2014). Auswirkungen auf den benthischen Aufwuchs waren zu erwarten, vor allem durch die in den späten 1960er Jahren einsetzende flächenhafte Besiedlung von Hartsubstraten wie den Molassefelsen durch die Zebamuschel. Um die damaligen Befunde mit dem heutigen Zustand zu vergleichen, wurden zwischen 2017 und 2019 mehrere Steilwände von Tauchern der Limnologischen AG des Naturwissenschaftlichen Vereins Karlsruhe inspiert, Proben entnommen und von uns mikroskopisch untersucht.

Ein weiterer wesentlicher Anlass für die Betauchungen war zudem die gezielte Suche nach der Braunalge *Bodanella lauterbornii*. Diese Art wurde erstmals von LAUTERBORN auf den Molassewänden gefunden und von ZIMMERMANN 1927 als neue Art erkannt und beschrieben. *Bodanella lauterbornii* gilt als eine der seltensten Arten der Welt und wurde weltweit bisher nur an drei Stellen nachgewiesen (WEHR 2003). Den Anstoß zu der Nachsuche gab die Erstellung einer Roten Liste der Rot- und Braunalgen Baden-Württembergs, die eine auf empirischen Daten beruhende Festlegung des Gefährdungsgrades und der Entwicklungstendenz einer Art voraussetzt (SCHÜTZ 2019). Untersucht wurde das gesamte Phytobenthos, also die Lebensgemeinschaft pflanzlicher Organismen einschließlich der Cyanobakterien, die ein Gewässerbett besiedeln. Neben den benthischen Algen wurden daher auch Funde von Gefäßpflanzen, Characeen und Moosen erfasst, um mehr über deren Tiefenverbreitung zu erfahren. Aus methodischen Gründen wird die Untersuchung der benthischen Algen getrennt nach Diatomeen und übrigen Algen (PoD = Phytobenthos ohne Diatomeen) durchgeführt.

2 Methode

2.1 Untersuchungsgebiet

Betaucht wurden eine Steilwand bei Wallhausen am 2.9.2017 und mehrere Steilwände bei Überlingen: am 15.9.2018 beim Seezeichen 24, am 30.3.2019 bei der Liebesinsel und am Mantelhafen. Neben den Algenbelägen wurden die Wände auch nach Characeen, Moosen und Gefäßpflanzen abgesucht. Die Suche erfolgte in verschiedenen Tiefenstufen, in Abständen von 5 m zwischen null und 45 m, wobei das Hauptaugenmerk auf Tiefen zwischen 10 und 35 m lag. In diesem Tiefenbereich siedelte die Mehrzahl der von LAUTERBORN und ZIMMERMANN beschriebenen Algengemeinschaften. In der jeweiligen Tiefe wurde, sofern möglich, eine Strecke von etwa 30 m abgesucht. Nach diesem Schema wurden die Wände bei Wallhausen und beim Seezeichen 24 überprüft; ergänzenden Charakter hatten einzelne Probenahmen vor der Liebesinsel und dem Mantelhafen.

Die Oberfläche von nicht durch *Dreissena* spp. besiedelten Flächen wurde mit Tauchermessern oder kleinen Gartenhacken abgekratzt und in PE-Weithalsflaschen (1 l) verbracht. Desgleichen wurde mit den vorgefundenen submersen Wasserpflanzen verfahren.

Nicht alle Tiefenstufen ergaben auswertbare Proben, v.a. dort, wo eine Tiefenstufe komplett von Muschelbänken besetzt war. Daher konnten nur acht Proben auf Diatomeen untersucht und eine Ähnlichkeitsanalyse durchgeführt werden (Tab. 2). Weiterhin wurde die Steilwand fotografisch und filmisch dokumentiert.

2.2 Mikroskopische Untersuchung der Proben

Die Diatomeenproben wurden gemäß den Vorgaben der Handlungsanweisung (SCHAUMBURG et al. 2012) durch eine Oxidation mit Wasserstoffperoxid und Salzsäure aufbereitet. Von der Diatomeensuspension wurden jeweils 300 µl auf Deckgläschen aufgebracht, getrocknet und in Naphrax eingebettet. Auf den Dauerpräparaten wurden jeweils mindestens 400 Diatomeenobjekte bei 1000-facher Vergrößerung möglichst bis auf Artniveau bestimmt.

Das übrige Phytobenthos (PoD) wurde innerhalb weniger Tage nach der Probenahme mikroskopisch untersucht. Die Proben wurden anschließend mit 3 %igem Formaldehyd fixiert.

Die mikroskopischen Analysen wurden mit Durchlicht-Mikroskopen (Zeiss Axio Scope A 1 mit DIC und Zeiss Axiolab) mit integrierten digitalen Kameras durchgeführt.

Die Ähnlichkeit der Diatomeengesellschaften verschiedener Tiefen, Probenahmezeitpunkte und -orte wurde mit Hilfe einer Ähnlichkeitsanalyse verglichen. Hierzu wurde der Similaritätsindex nach ROHR (SIMI, zitiert in HOFMANN 1994) berechnet. Die Berechnungen erfolgten nach folgender Formel in MS-Excel. Hierbei bedeuten: (1, 2) = zu vergleichende Gesellschaften; n = Gesamtartenzahl; Ni1, Ni2 = relative Häufigkeit der i-ten Art in der Gesellschaft 1 bzw. 2. Die Werte können den in Tabelle 1 genannten Ähnlichkeitsgraden zugeordnet werden.

Tabelle 1. Zuordnung der Ähnlichkeitsgrade nach SIMI (ROHR 1977, zitiert in HOFMANN 1994).

$$\text{SIMI}_{(1,2)} = \frac{\sum_{i=1}^n N_{i1} \cdot N_{i2}}{\sqrt{\sum_{i=1}^n N_{i1}^2 \cdot \sum_{i=1}^n N_{i2}^2}}$$

SIMI Werte	Ähnlichkeit
0.00 – 0.19	Keine Ähnlichkeit
0.20 – 0.49	Geringe Ähnlichkeit
0.50 – 0.69	Mittlere Ähnlichkeit
0.70 – 0.89	Gute Ähnlichkeit
0.90 – 0.99	Hohe Ähnlichkeit

Die Nomenklatur der Algen richtet sich nach GUIRY & GUIRY (2019).

3 Ergebnisse

3.1 Zustand vor 100 Jahren

LAUTERBORN (1922) und ZIMMERMANN (1927) beschreiben mit jeweils etwas unterschiedlichen Gliederungs-Ansätzen eine von Wassertiefe und Exposition geprägte Algenflora, deren Zusammensetzung zumindest in Grundzügen übereinstimmt. Nach LAUTERBORN sind drei Tiefenstufen mit jeweils charakteristischen Dominanten zu unterscheiden: eine obere *Schizothrix/Rhizoclonium*-Zone bis in 10 m Tiefe, gefolgt von einer *Aegagropila profunda*-Zone zwischen 10 und 25 m Tiefe, wo auch die Hauptvorkommen der Rotalge *Hildenbrandia rivularis* und der Braunalge *Bodanella lauterbornii* lokalisiert sind und eine Zone von *Gongrosira codiolifera* von 25–35 m Tiefe, die „der Oberfläche der festeren Kalkkrusten einen grünen Schimmer verleiht“ (LAUTERBORN).

Die darauf folgende Untersuchung von ZIMMERMANN versucht eine pflanzensoziologische, nach kleinstandörtlichen Gegebenheiten (Exposition)

bestimmte Gliederung. Unterschieden werden mehrere Assoziationen: eine *Spirogyra adnata*-Assoziation bis in 10 m Tiefe, eine zwischen 10 und 20 m allgemein verbreitete *Cladophora* (= *Aegagropila profunda*-*Chamaesiphon incrustans*-Assoziation, eine in schattigen Nischen und Klüften wachsende *Hildenbrandia-Bodanella*-Assoziation mit Hauptverbreitung zwischen 15 und 35 m, sowie lokal Diatomeen-dominierte Bestände, oft an der Unterseite von Vorsprüngen und in verschiedenen Tiefenstufen. Als vorherrschende Arten nennt ZIMMERMANN *Cladophora profunda* Brand [= *Aegagropila profunda* (Brand) Heering], *Hildenbrandia rivularis* und *Bodanella lauterbornii*. Alle anderen Arten traten an Menge deutlich zurück.

Damit weicht ZIMMERMANN bei der Benennung der oberen und der unteren Zone deutlich von LAUTERBORN ab, auch beim vorgefundenen Arteninventar gibt es einige Unterschiede. Dies ist zum Teil begründet in abweichenden taxonomischen Zuordnungen einiger Taxa. Die von LAUTERBORN als *Lithoderma fluviatilis* Areschoug [= *Heribaudiella fluviatilis* (Areschoug) Svedelius] angeführte Braunalge erkennt er als neue Art (*Bodanella lauterbornii* W.M.Zimmermann), die nach LAUTERBORN in größeren Tiefen häufige Grünalge *Gongrosira codiolifera* Chodat ordnet er der Art *Gongrosira debaryana* zu. Vorkommen von *Schizothrix* werden von ZIMMERMANN nicht erwähnt, dafür erscheint die fädige Grünalge *Spirogyra adnata* (Vaucher) Kützing bei ihm neu als Besiedler geringerer Tiefen.

Beide Autoren erwähnen zudem Vorkommen der Rotalge *Batrachospermum moniliferum* Roth [= *B. gelatinosum* (L.) De Candolle], *Chantransia*-Stadien und verschiedene Formen chroococcaler Blaualgen sowie *Chamaesiphon incrustans* als Aufwuchs auf den Fäden von *Aegagropila*. In größeren Tiefen (> 35 m) waren nach Maßgabe beider Autoren nur noch wenige Algen anzutreffen.

Neben diesen als „Algen“ bezeichneten Taxa gesteht LAUTERBORN den Diatomeen eine größere Bedeutung zu. Als besonders bezeichnend erwähnt er *Epithemia hyndmannii* W.Smith 1850 mit einer Hauptverbreitung in 15 – 20 m Tiefe, daneben noch *Melosira arenaria* D.Moore ex Ralfs 1843 [= *Ellerbeckia arenaria* (D.Moore ex Ralfs) R.M.Crawford 1988]. Beide Arten waren massenhaft als Aufwuchs auf den Fäden der Grünalgen *Aegagropila* und *Rhizoclonium* vertreten. Beschränkt auf die obere Wasserschicht waren weitere Arten: *Achnanthes minutissima* [= *Ach-*

Tabelle 2. Ähnlichkeitsanalyse nach SIMI von 9 Diatomeen-Proben aus verschiedenen Tiefenstufen von Molasse-Steilwänden im Überlinger See. Die Probe L_{unten} konnte aus Mangel an Diatomeenschalen nicht ausgewertet werden. W = Wallhausen, Ü = Überlingen, L = Liebesinsel (nahe Überlingen), M = Mantelhafen in Überlingen.

	W5-10	W30-35	Ü5-10	Ü10-15	Ü15-20	Ü20-25	L _{oben}	M _{unten}	M _{oben}
W 5-10		0,06	0,80	0,86	0,06	0,08	0,03	0,09	0,12
W30-35			0,07	0,08	0,92	0,69	0,58	0,53	0,54
Ü5-10				0,80	0,07	0,08	0,02	0,09	0,21
Ü10-15					0,08	0,08	0,02	0,09	0,16
Ü15-20						0,71	0,41	0,34	0,42
Ü20-25							0,83	0,79	0,83
L _{oben}								0,99	0,91
M _{unten}									0,92
M _{oben}									

nanthidium minutissimum (Kützing) Czarnecky], *Epithemia argus* (Ehrenberg) Kützing 1844, *Gomphonema intricatum* Kützing 1844 sowie *Gomphonema* sp., *Cymbella* sp., *Cocconeis flexella* (Kützing) Cleve 1895 [= *Eucoconeis flexella* (Kützing) Meister 1912] und wenige weitere Taxa. Was die Diatomeen betrifft, verweist ZIMMERMANN auf die Ergebnisse von LAUTERBORN, denen er nichts hinzuzufügen habe.

Beide Autoren nennen als Besiedler der Wände auch das submerse Laubmoos *Fissidens grandifrons*, eine bereits damals recht seltene Art. Gefunden wurde es meist unter der oberen Absturzkante, aber auch noch in Tiefen bis zu 20 m (LAUTERBORN 1922).

Weitere Besiedler, seien es Characeen oder Gefäßpflanzen, werden nicht erwähnt.

3.2 Heutiger Zustand

Die einstmals von benthischen Algen dominierten Molassewände sind heute fast durchgängig und in Tiefen bis zu 30 m von überwiegend mehrlagigen Muschelbänken besiedelt (Abb. 1). Die vorherrschende Art ist *Dreissena polymorpha*, bei Überlingen ist auch, besonders in geringen Tiefen, die seit 2016 im Bodensee nachgewiesene *Dreissena rostriformis* beigemischt. Die wenigen offenen Stellen wiesen zwar manchmal dünne Beläge von hellbrauner Farbe auf, die sich bei genauerer Inspektion aber als Ablagerungen von Eisenoxidhydrat herausstellten. Selten hoben sich dunkler gefärbte, schwarze bis braunrote Stellen vom Untergrund ab, die sich unter dem Mikroskop entweder als mineralischer, vermutlich manganhaltiger Belag, oder als Ansamm-

lung meist kleinschaliger Diatomeen herausstellten. Der größte Teil der nicht von Muscheln besetzten Flächen war allerdings ohne jegliche biogene oder mineralische Färbung.

3.3 PoD und Makrophyten

Eine ausgeprägte Tiefenzonierung der Algenbesiedlung war an keiner der betauchten Wände mehr zu erkennen, wenn auch in Tiefen < 10 m Grünalgen häufiger zu finden waren. Am besten ausgeprägt waren Unterschiede in der Tiefenverbreitung noch an der Wand bei Wallhausen, die wesentlich tiefer hinabreicht als die beiden Wände bei Überlingen. In geringen Tiefen bestand der spärliche Bewuchs der wenigen besiedelbaren Flächen überwiegend aus fädigen Grünalgen, bei denen es sich um *Oedogonium* sp., sowie um *Cladophora glomerata* und *Rhizoclonium hieroglyphicum* handelte. Auf eine fast durchgängig von Muschelbänken besetzte Zone folgte unterhalb 30 m ein Bereich mit dem auch in geringer Tiefe vorhandenen frei flottierenden und aus höheren Wasserschichten abgesunkenen „Wassernetz“ (*Hydrodictyon reticulatum*) und unterhalb 35 m eine Zone, die lediglich kleine Kolonien der coccalen Blualge *Aphanothece* cf. *stagnina* enthielt. Unterhalb 40 m Tiefe war die Wand völlig vegetationsfrei.

Noch spärlicher war der Aufwuchs auf den Wänden der Überlinger Seite ausgebildet. Erst unter dem Stereomikroskop gelang der sichere Nachweis benthischer Besiedler. Zu den etwas häufigeren Formen gehören die *Chantransia*-Stadien, bei denen es sich um die diploiden Vorstufen der Gametophyten mehrerer Rotalgen-Arten



Abbildung 1. Von Beständen der Zebrauschel (*Dreissena polymorpha*) überzogene Molassewand bei Wallhausen. – Foto: THOMAS HOLFELDER.

handelt. Entdeckt wurden auch zwei winzige Kolonien der früher häufigen Rotalge *Hildenbrandia rivularis* in zwei aus ca. 10 bzw. 15 m Tiefe entnommenen Proben bei Überlingen.

Bei weiteren, in geringer Menge oder vereinzelt auftretenden Taxa handelt es sich um mehr oder weniger frei bewegliche fädige oder coccale Formen, deren Ursprung aus dem Plankton oder aus oberflächennahen Habitaten nicht auszuschließen ist. Sie waren aufgrund ihrer geringen Größe und weil sie nur in einzelnen Exemplaren vorkamen, nicht sicher bis zur Art bestimmbar. Vorhanden waren Vertreter der fädigen Blaualgen-Gattungen *Leptolyngbya*, *Pseudanabaena* und *Phormidium*. Nicht gefunden wurde die von ZIMMERMANN beschriebene, violett gefärbte und schmalfädige *Heteroleibleinia lachneri*.

Dem Untergrund verbunden waren zudem von Grünalgen gebildete wenigzellige, coccale oder kriechende Thallus-Fragmente. Sie waren in der Mehrzahl ebenfalls nicht näher bestimmbar. Bei einem Fund dürfte es sich aufgrund ihrer erheblichen Zellgröße und der prostraten Wuchsform um die bereits von LAUTERBORN genannte *Gongrosira codioliifera* handeln, die aber von ZIMMERMANN später der Art *Gongrosira debaryana* zugeordnet wurde.

Nicht im Probematerial befand sich dagegen die vor 100 Jahren in Tiefen von 10 bis 20 m noch

dichte Rasen bildende *Aegagropila profunda*, ebenso wenig die den Thalli dieser Art aufsitzende Blaualge *Chamaesiphon incrustans*. Auch die sowohl von LAUTERBORN als auch von ZIMMERMANN erwähnten, aus den *Chantransia*-Stadien hervorgehenden Thalli der Rotalge *Batrachospermum gelatinosum* wurden nicht gefunden.

Die Wand bei Wallhausen ist streckenweise durch schmale Stufen vertikal gegliedert, die meist mit einer vegetationslosen Kalkschutt-Auflage bedeckt, gelegentlich aber von Characeen und selten von *Myriophyllum spicatum* und *Eloдея nuttallii* besiedelt sind. Von den Characeen waren *Chara globularis* und *Nitella opaca* vertreten, letztere war allerdings selten, wurde aber noch in 30 m Tiefe gefunden. Bei Überlingen war lediglich *Chara globularis* in Tiefen von 10–20 m vorhanden. Nicht mehr gefunden wurde das zum letztenmal 1964 aus dem Bodensee gemeldete Moos *Fissidens grandifrons*.

Die Thalli der makroskopischen *Chara globularis* waren von Kalkkrusten bedeckt, die wiederum von Algen besiedelt waren. Ein erheblicher Teil der Algen-Taxa war ausschließlich auf diesen Ablagerungen zu finden: die kalkabscheidende krustige Grünalge *Gongrosira incrustans* und zwei fädige Blaualgen, *Homoeothrix juliana* und eine schmale Form, die wegen ihrer dunkel gefärbten Scheiden *Tapinothrix gracilis* (= *Homoe-*

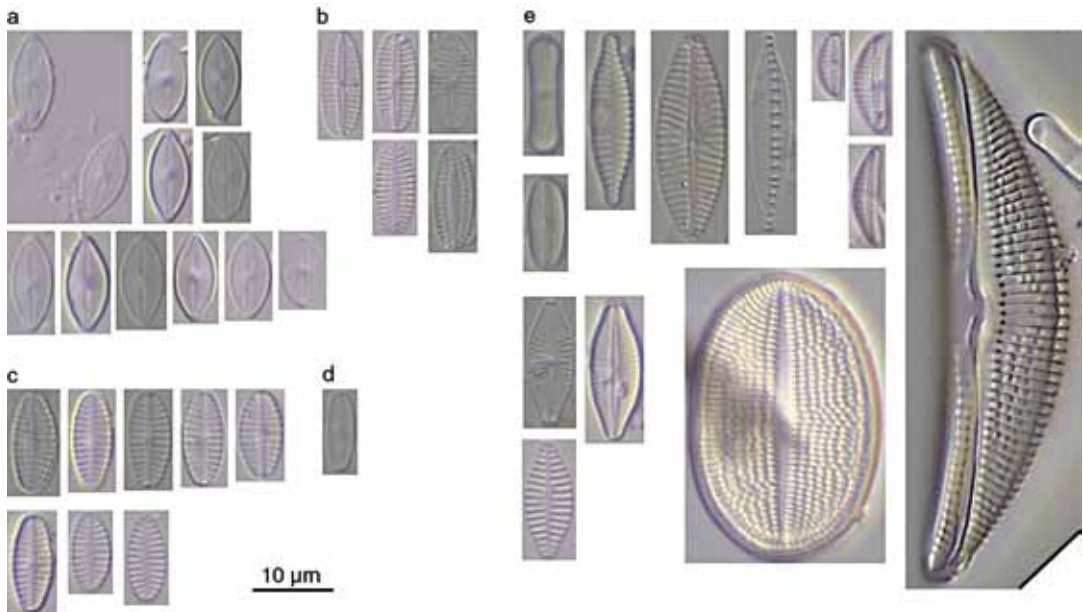


Abbildung 2. Typische Diatomeen-Taxa in größeren Wassertiefen (< 15 m): a – *Nupela* sp., b – *Kolbesia suchlandtii*, c – *Planothidium werumianum*, d – *Sellaphora nigri*, e – selteneren Arten: *Humidophila paracontenta*, *Fragilaria capucina*, *Navicula* sp., *Nitzschia dissipata*, *Amphora pediculus*, *Amphora indistincta*, *Fallacia lucinensis*, *Amphora minutissima*, *Amphora ovalis*, *Karayevia clevei*, *Cocconeis placentula*.

othrix gracilis) zugeordnet wurde. Epiphytisch wächst auch die Blaualge *Gleotrichia intermedia*, auffällig durch ihre gelbbraunen, gelatinösen kugeligen Kolonien, die bei Überlingen zahlreich an den Ästen submerser Pflanzen zu finden waren, allerdings nur in Tiefen bis zu 5 m. Nur auf submersen Characeen wuchs dort auch eine fädige Grünalge aus der Gattung *Spirogyra*, die vielleicht mit der von ZIMMERMANN erwähnten *S. adnata* identisch ist.

3.4 Diatomeen

Obwohl makroskopisch kaum auffällig, machen die Diatomeen mit 132 Taxa den weitaus größten Anteil bei den Benthosalgalen aus. Diatomeen wurden in allen Tiefenstufen angetroffen. Insgesamt erreichten 14 Taxa mehr als 5 % Abundanz in wenigstens einer Probe, wobei eine kleine *Nupela*-Art mit fast 75 % den bei weitem höchsten Anteil in einer Probe hatte. Als verbreitet, d.h. in mehr als vier von neun untersuchten Proben vorkommend, davon mindestens in einer Probe mit mehr als 5 %, waren folgende zwölf Taxa: Die kleinschaligen, weit verbreiteten Pionierarten *Achnanthis minutissimum*, *Amphora indistincta*

und *Amphora pediculus*, *Nupela* sp., *Cocconeis placentula*, die durch ihre adnate Wuchsform störungsresistent ist, *Denticula tenuis*, *Diatoma ehrenbergii*, *Sellaphora nigri*, *Kolbesia suchlandtii*, *Karayevia clevei*, *Planothidium werumianum* und *Platessa conspicua*. Beschränkt auf geringere Wassertiefen (< 15 m) waren die *Amphora*-Arten und *Denticula tenuis* (Abb. 2-10).

Für September 2017 lagen zwei Proben aus Wallhausen vor, eine aus einer Tiefe von 5–10 m und eine aus 30–35 m Tiefe. Vom Tauchgang im September 2018 in Überlingen konnten Proben aus 5–10 m, 10–15 m, 15–20 m und 20–25 m ausgewertet werden (Tab. 2). In der Probe aus 30–35 m Tiefe waren nicht genügend Diatomeenschalen für eine Auswertung vorhanden. Zur Zeit der Probenahme im September beider Jahre zeigte der Bodensee eine starke Stratifizierung. Das Epilimnion reichte bis ca. 10 m Tiefe, das Metalimnion erstreckte sich zwischen 10 und 25 m Tiefe und darunter lag das Hypolimnion (Thorsten Rennebarth, LUBW-ISF, pers. Mitt.). Die Proben von 2019 wurden im März zur Zeit der Vollzirkulation des Bodensees genommen. Vor der Wand vor der Liebesinsel wurden zwei

Proben genommen, aber nur die Probe aus größerer Tiefe konnte analysiert werden. Von der Wand beim Mantelhafen waren sowohl die aus geringerer wie auch die aus größerer Tiefe entnommenen Proben auswertbar.

Als besonders artenarm mit nur 13 Arten erwiesen sich folgende drei Proben aus größerer Tiefe: Ü 15-20 und Ü 20-25 sowie L_{unten}. Kaum artenreicher war die Probe W 30-35 mit 17 identifizierten Taxa (Abb. 2). In der Probe Ü 10-15 fanden sich mit 25 Taxa mehr als in den Proben aus größerer Tiefe, aber immer noch deutlich weniger Arten als in den Proben aus dem Epilimnion, die mit 61 (W 5-10) bzw. 70 (Ü5-10) Taxa artenreiche Diatomeengesellschaften aufwiesen (Abb. 4-10). Die im Frühjahr zur Zeit der Durchmischung genommenen Proben von den Wänden beim Mantelhafen enthielten oben wie unten mit 39 bzw. 41 Taxa eine ähnliche Anzahl von Arten. Bei Betrachtung der Ergebnisse der Ähnlichkeitsanalyse der Diatomeengesellschaften zeigen sich deutlich zwei Gruppen von Proben: Zum einen die artenreichen, aus weniger als 15 m Tiefe entnommenen Proben vom Herbst, zum anderen die artenarmen Proben aus größerer Tiefe (Tab. 2). Die Proben aus dem Frühjahr 2019 waren untereinander sehr ähnlich und zeigten eine gewisse Ähnlichkeit zu den Tiefengesellschaften aus den Jahren zuvor.

Die Tiefengesellschaften sowie die Diatomeengesellschaften in den 2019 gesammelten Proben waren geprägt von den vier Diatomeenarten *Nupela* sp., *Sellaphora nigri*, *Planothidium werrumianum* und *Kolbesia* cf. *suchlandtii* (Abb. 2), wobei die kleine *Nupela*-Art mit Anteilen von bis zu 73 % die höchsten Abundanzen zeigte. In den artenreichen Diatomeengesellschaften < 15 m dominierten Pionierarten: Zum einen kleine *Amphora*-Arten, wobei *Amphora pediculus* Abundanzen zwischen 13 und 22 % erreichte und *Amphora indistincta*, die mit einer relativen Häufigkeit bis 10 % vorkam, und zum anderen v.a. in der Probe Ü 5-10 m auch die eher bei geringer Trophie als Pionierart auftretende *Achnanthydium minutissimum*. In 10 bis 15 m Tiefe erreichten in Überlingen *Cocconeis placentalis* und *Denticula tenuis* Abundanzen von mehr als 5 %. In der Probe von 5-10 m aus Wallhausen kamen *Karayevia clevei* und *Platessa conspicua* mit mehr als 5 % relativer Häufigkeit vor (Abb. 3, 4).

Die Übereinstimmung mit den recht kurzen Artenlisten von LAUTERBORN und ZIMMERMANN ist gering. Dies gilt auch für die von LAUTERBORN als Diatomeen-Hauptarten bezeichneten *Epithemia hyndmannii* und *Ellerbeckia arenaria* (= *Melosira arenaria*), die von uns nicht gefunden wurden. Zu den wenigen gemeinsamen Taxa gehören nur

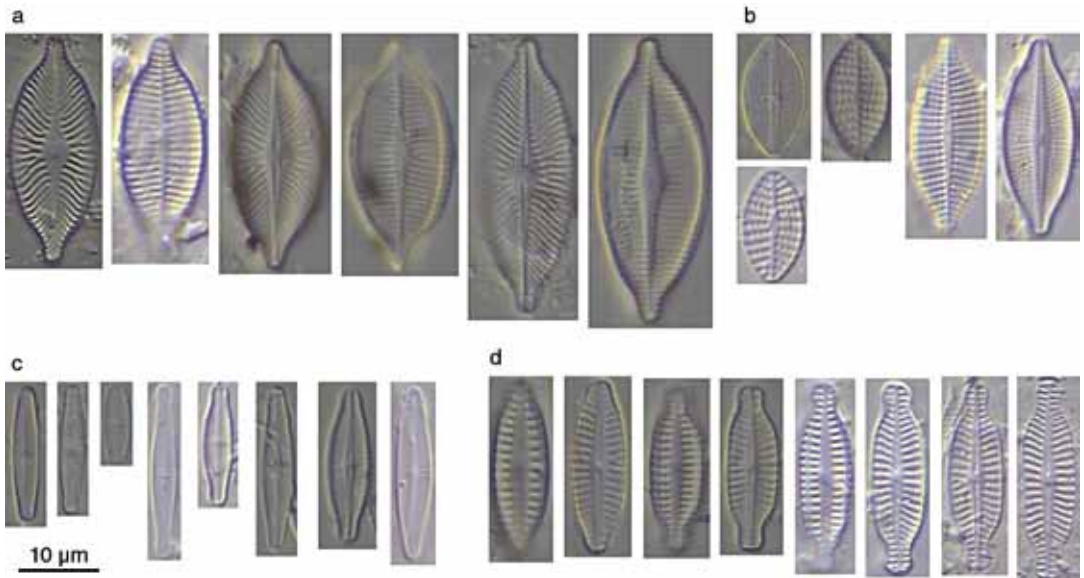


Abbildung 3. Typische Diatomeen-Taxa in geringeren Wassertiefen im Überlinger See (< 15 m) I. a – *Planothidium dispar*, b – *Karayevia clevei*, c – *Achnanthydium minutissimum*, d – *Kolbesia ploenensis*.

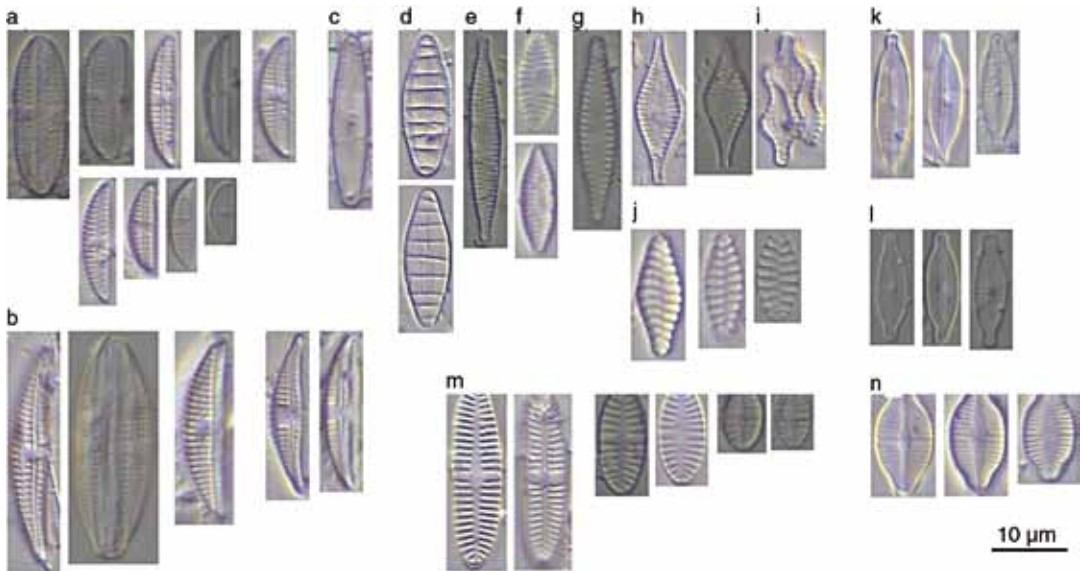


Abbildung 4. Typische Diatomeen-Taxa in geringeren Wassertiefen im Überlinger See (< 15 m) II. a – Kleine *Amphora*-Arten, b – *Amphora inariensis* Gruppe, c – *Caloneis lancettula*, d – *Denticula tenuis*, e – *Fragilaria capucina*, f – *Fragilaria microvaucheriae*, g – *Pseudostaurosira brevistriata*, h – *Pseudostaurosira parasitica*, i – *Pseudostaurosira robusta*, j – *Staurosirella pinnata*, k – *Encyonopsis subminuta*, l – *Encyonopsis minuta*, m – *Platessa conspicua*, n – *Platessa zieglerei*.

einige weit verbreitete Arten wie z.B. *Cocconeis placentula* und *Achnanthydium minutissimum*.

4 Diskussion

Die derzeitige Zusammensetzung und Ausdehnung des benthischen Algenaufwuchses auf den Molassefelsen im Überlinger See ist deutlich verschieden von den Verhältnissen vor 100 Jahren. Die „dem Gelb bis Braun der Unterlage vielfach aufliegenden grünen, goldbraunen, violetten und rötlichen Flecken“ (LAUTERBORN 1922) sind fast vollständig verschwunden, die dünnen gelbbraunen bis schwarzen Beläge auf den wenigen, von der Zebra-Muschel frei gelassenen Flächen waren fast durchwegs mineralischen Ursprungs. Von einer „Massenvegetation bestimmter Algen“ (LAUTERBORN 1922) in verschiedenen Tiefenstufen kann heute keine Rede mehr sein.

Es ist unübersehbar, dass die weiträumige Besiedlung der Molassewände durch *Dreissena polymorpha* der entscheidende Faktor für den Rückgang bzw. das Verschwinden des benthischen Algenaufwuchses war. Die aus dem Ponto-kaspischen Raum stammende Muschel gelangte Mitte der 1960er Jahren in den Bodensee und hat sich dort rasch ausgebreitet. Seit einem Besied-

lungshöchststand in den frühen 1970er Jahren werden die *Dreissena*-Bestände zwar alljährlich durch Wasservögel stark dezimiert, aber unterhalb der Tauchtiefe der Wasservögel von ca. 8 m konnten mehrschichtige *Dreissena*-Bänke mit einem mehrjährigen Altersaufbau entstehen, während in flacheren Bereichen nur ein bis zwei Altersklassen zu finden sind (ANEBO 2018). Zu diesem zeitlichen Besiedlungsverlauf passen die letzten Nachweise von *Bodanella lauterbornii* Anfang der 1970er Jahre im Überlinger See durch D. MÜLLER vom Seenforschungsinstitut in Langenargen am Teufelstisch bei Wallhausen. Zu diesem Zeitpunkt gab es dort bereits die ersten *Dreissena*-Kolonien (Teiber-Sießegger, LUBW-ISF, schriftl. Mitt.). Aufgrund dieser Sachlage wurde *Bodanella lauterbornii* in der Roten Liste der Rot- und Braunalgen Baden-Württembergs als „verschollen“ eingestuft (SCHÜTZ 2019).

Auch einige weitere, von LAUTERBORN und ZIMMERMANN erwähnte Arten konnten während der Tauchgänge nicht mehr gefunden werden oder sind doch stark zurückgegangen. Hier ist besonders die nur noch in winzigen Krusten vorhandene *Hildenbrandia rivularis* zu nennen, vor 100 Jahren ein steter Begleiter von *Bodanella*. Die-

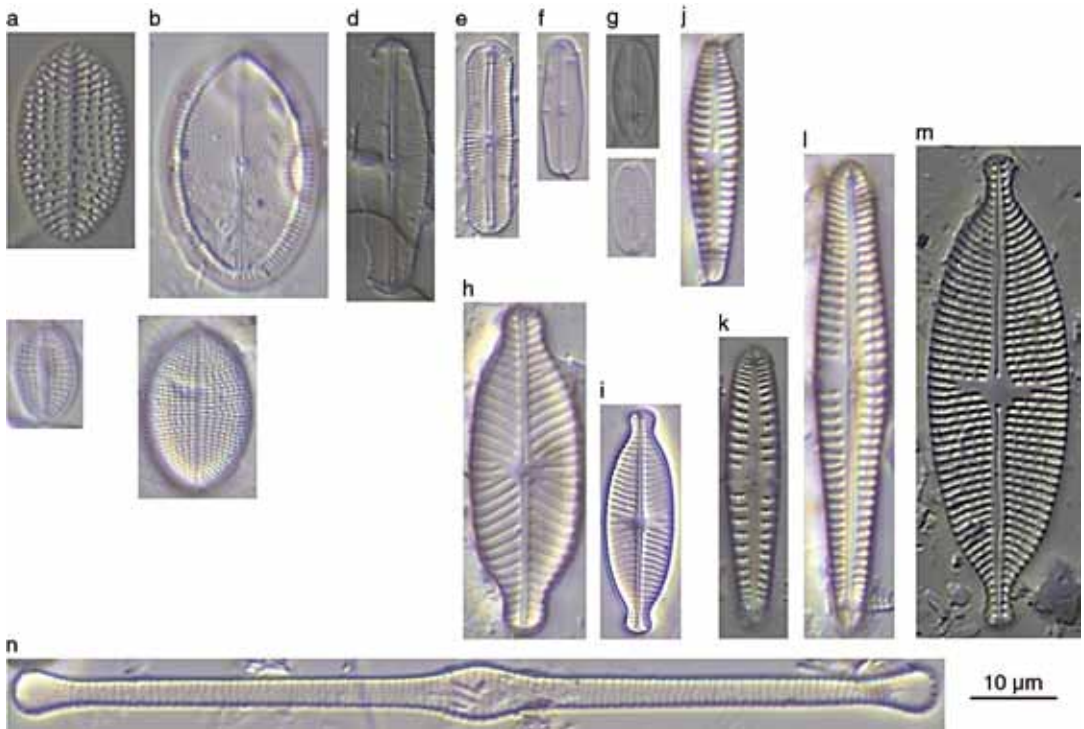


Abbildung 5. Typische Diatomeen-Taxa in geringeren Wassertiefen im Überlinger See (< 15 m) III. a – *Cocconeis pseudolineata*, b – *Cocconeis placentula*, c – *Cocconeis neothumensis*, d – *Sellaphora pupula*, e – *Fallacia hellensis*, f – *Fallacia lenzii*, g – *Fallacia lucinensis*, h – *Placoneis* sp., i – *Geissleria decussis*, j – *Rhoicosphenia abbreviata*, k – *Gomphonema lateripunctatum*, l – *Gomphonema vibrio*, m – *Aneumastus stroesei*, n – *Tabellaria flocculosa*.

se Rotalge gilt als stresstolerante Art, die noch bei extrem schlechten Lichtverhältnissen, oft bedeckt von Detritus oder unter Belägen anderer Algen wachsend, für lange Zeit überdauern kann (SCHÜTZ 2017). Ähnliches gilt für die in unseren Proben noch relativ häufigen *Chantransia*-Stadien. Diese Rotalgen-Vorstadien waren fast nur in verkümmertem Zustand, als Sohlstadium mit wenigen, kurzen Kriechtrieben anzutreffen, Übergänge zu den zugehörigen haploiden Gametophyten, der typischen Froschlaichalge, waren nirgends zu erkennen. *Chantransia*-Stadien können über lange Zeit existieren, ohne dass es zur Bildung von Gametophyten kommt, was als Zeichen suboptimaler Lebensbedingungen gewertet werden kann. Bei diesen Formen handelt es sich wohl z.T. um die Vorstadien von *Batrachospermum gelatinosum*, das sowohl von LAUTERBORN als auch von ZIMMERMANN für die oberen Wasserschichten erwähnt wird.

Auch die von ZIMMERMANN erwähnten ausgedehnten grünen *Gongrosira*-Beläge in größerer Tiefe und die in geringeren Tiefen dicht wachsenden *Aegagropila*-Räschen wurden wahrscheinlich bald von den einwandernden Zebra-muscheln verdrängt.

Veränderungen des Algen-Aufwuchses wurden in neuerer Zeit auch an anderen perialpinen Seen beobachtet. Im Gardasee bildet die neophytische Grünalge *Jaoa bullata* [= *Ulvella bullata* (C.-C. Jao) H.Zhu et G.Liu] einen charakteristischen Gürtel in der eulittoralen Zone und ist überall dort zu finden, wo harte Substrate verfügbar sind (MAREŠ et al. 2014, SPITALE et al. 2012). Eine Analyse der räumlichen Verteilung ergab, dass die Tiefenverbreitung von *J. bullata* wahrscheinlich nicht nur durch Lichtmangel eingeschränkt wird, sondern im Sommer auch durch die Verlagerung der Zebra-muschel-Bestände, die im Gardasee ebenfalls häufig sind.

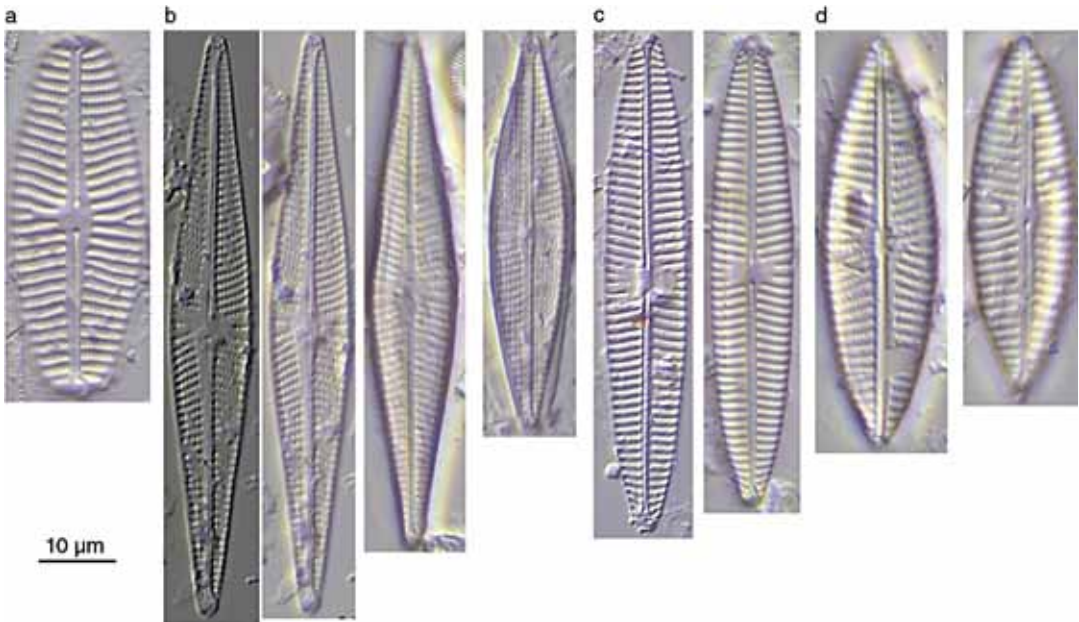


Abbildung 6. Typische Diatomeen-Taxa in geringeren Wassertiefen im Überlinger See (< 15 m) IV. a – *Navicula reinhardtii*, b – *Navicula trophicatrix*, c – *Navicula tripunctata*, d – *Navicula menisculus*.

Die erst kürzlich erfolgte Entdeckung dieser optisch auffälligen und invasiven Art in Italiens größtem See ist auch ein eindrucksvolles Beispiel dafür, wie wenig über Vorkommen und Verbreitung benthischer Algen in vielen Seen bekannt ist (MAREŠ et al. 2014).

Weitere Untersuchungen bedarf die von uns etwas vernachlässigte obere Zone, von LAUTERBORN als *Rhizoclonium-Schizothrix-Zone* bezeichnet. Fäden der Blaualge *Schizothrix* waren in den Proben nicht vorhanden, sind im Litoral des Bodensees aber nach wie vor anzutreffen. *Schizothrix* spp. sind häufige und oft dominante Besiedler seichter Gewässerzonen auch in anderen perialpinen Seen. Dies ist z. B. der Fall im karbonatischen oligotrophen Bergsee Tovel, dessen Algenflora und deren Tiefenverteilung von CANTONATI et al. (2014) untersucht wurden. *Schizothrix lacustris* war hier das häufigste Taxon. Gleiches gilt für die von ZIMMERMANN als charakteristisch für die obere Wasserschicht bezeichnete *Spirogyra adnata*-Assoziation. Hier ist zu beachten, dass es sich bei der von ZIMMERMANN als *S. adnata* Kütz. bezeichneten Alge um ein ungenügend beschriebenes Taxon handelt, dessen Diagnose weitgehend mit der von *S. fluviatilis* Hilse 1863 übereinstimmt (JOHN et al. 2002). Ob

es sich bei den von uns an den Molassewänden vorgefundenen Spirogyren tatsächlich um dieselbe Art handelt, bleibt ungewiss. Schraubenalgen sind nur fruktifizierend zu bestimmen, was in der Natur äußerst selten vorkommt. Es ist aber anzunehmen, dass die bereits von SCHRÖTER & KIRCHNER (1896) erwähnte Form auch heute noch zu den häufigen Algen der Uferzone des Bodensees zählt.

Welche Rolle die seit Mitte der 1950er Jahre gestiegene Phosphorkonzentration und mit ihr die stark angewachsene Phytoplankton-Produktion beim Rückgang der benthischen Algenflora gespielt hat, ist nur zu vermuten (JOCHIMSEN et al. 2014). Wahrscheinlich hat die Eutrophierung des Bodensees über eine Verringerung des Lichteinfalls in größere Tiefen erheblich zu einem Verschwinden der dort lebenden krustigen Algenbeläge beigetragen. Die in den 1980er Jahren einsetzende Re-Oligotrophierung mit wieder zunehmenden Sichttiefen blieb aufgrund der zwischenzeitlichen Ausbreitung von *Dreissena* ohne Folgen auf die Benthos-Algen, kann aber die bis in 30 m Tiefe reichenden Funde mehrerer Characeen auf den Felsvorsprüngen erklären. Als ausgestorben kann dagegen das eutrophierungsempfindliche, seit mindestens den

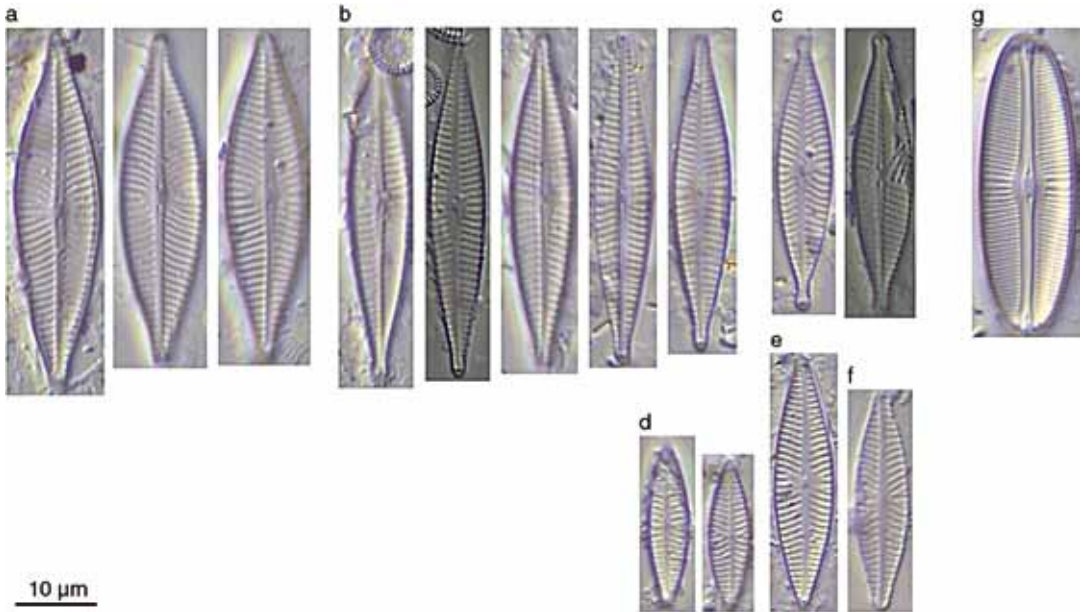


Abbildung 7. Typische Diatomeen-Taxa in geringeren Wassertiefen im Überlinger See (< 15 m) V. a – *Navicula cf. oligotrachenta*, b – *Navicula praeteriata*, c – *Navicula cryptofallax*, d – *Navicula cryptotenelloides*, e – *Navicula sp.*, f – *Navicula reichardtiana*, g – *Sellaphora bacillum*.

1960er Jahren aus dem Bodensee verschwundene Moos *Fissidens grandifrons* gelten (AHRENS 2000).

Gesondert zu betrachten sind die in erstaunlicher Artenvielfalt gefundenen Diatomeen. Obwohl nie häufig, waren sie in fast allen Proben vertreten. Für eine Reihe von Taxa ist die Herkunft aus dem Plankton anzunehmen, einige andere Taxa scheinen dagegen originäre Benthos-Besiedler zu sein. Untersuchungen in anderen kalkreichen Seen zeigen jedoch, dass der Anteil planktischer Diatomeen im Benthos gering ist (CANTONATI et al. 2009). Ob die Diatomeen zur Zeit und am Ort der Probenahme gelebt haben oder die Schalen dorthin verfrachtet und am Fundort abgelagert wurden, ist ein Problem vieler Diatomeenuntersuchungen und lässt sich oft nicht mit Sicherheit nachweisen, auch weil für die Identifikation der Diatomeen nur die Silikatschalen verwendet werden, nach Entfernung jeglichen organischen Inhalts. Im Umkehrschluss ist eine Identifikation v.a. kleiner und/oder feiner Arten an lebendem Material nicht mit Sicherheit möglich.

Das auffälligste Merkmal der Diatomeenbesiedlung war der extreme Unterschied in der Artenzusammensetzung in den Herbstproben ober-

halb und unterhalb 15 m Wassertiefe (Tab. 2). Die Dominanz und die offenbar weitgehende Beschränkung mehrerer kleinschaliger Taxa auf größere Tiefen war bisher vom Bodensee nicht bekannt. Präferenzen bestimmter Diatomeen für verschiedenen Tiefenstufen konnten für andere Seen festgestellt werden, z.B. für den Tovel-See in den Südost-Alpen (CANTONATI et al. 2009). Möglicherweise wird die von uns während einer ausgeprägten Stratifikation im Frühherbst vorgefundenen Tiefenverteilung auch von der Lage des Epilimnions bzw. des Hypolimnions bestimmt. Die Tiefenverteilung benthischer Kieselalgen im Tovel-See wird nach CANTONATI et al. durch die Konkurrenz um Licht mit Phytoplankton beeinflusst.

Probleme bei der Identifizierung dieser kleinschaligen Taxa (v.a. von *Nupela* sp.) lassen sich damit erklären, dass weder im Bodensee noch in anderen tiefen Binnengewässern ihre Taxonomie und auch Ökologie bisher eingehend untersucht wurde. Angesichts dieser enormen Wissenslücken erscheint es angebracht, der Erforschung der benthischen Besiedlung des Bodensee-Litorals durch Algen mehr Aufmerksamkeit entgegenzubringen.

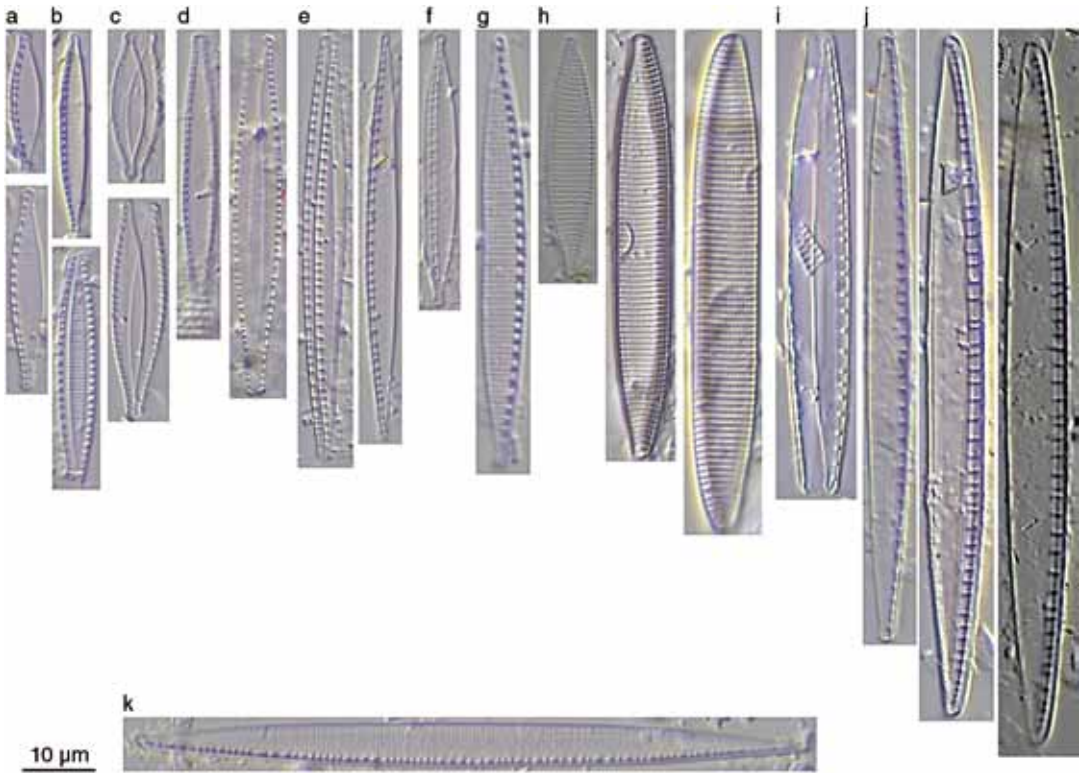


Abbildung 8. Typische Diatomeen-Taxa in geringeren Wassertiefen im Überlinger See (< 15 m) VI. a – *Nitzschia fonticola*, b – *Nitzschia* sp., c – *Nitzschia lacuum*, d – *Nitzschia palea* var. *tenuirostris*, e – *Nitzschia sociabilis*, f – *Nitzschia dissipata*, g – *Nitzschia* sp., h – *Tryblionella apiculata*, i – *Nitzschia recta*, j) *Nitzschia* cf. *diversa*.

Ein Vergleich mit der von LAUTERBORN und ZIMMERMANN beschriebenen Diatomeen-Flora ergibt nur wenige Übereinstimmungen. Insbesondere fehlten in unseren Proben die beiden damals vorherrschenden Arten *Epithemia hyndmannii* und *Melosira arenaria*. In allen untersuchten Proben wurde nur ein sehr schlecht erhaltenes Exemplar einer *Epithemia* gefunden. Da sie von LAUTERBORN v.a. als Aufwuchs auf fädigen Grünalgen beschrieben wurden, kann ihr Verschwinden mit dem massiven Rückgang ihrer Substrat-Algen zu tun haben. *Epithemia*-Arten sind ein Indikator für Stickstoff-Limitierung (DEYOE et al. 1992). Diese scheint früher, wenigstens zeitweise oder lokal, aufgetreten zu sein. Nur finden wir in den Diatomeengesellschaften darauf kaum noch Hinweise.

Es ist allerdings zu beachten, dass ein Vergleich der früheren mit der heutigen Diatomeen-Flora aufgrund taxonomischer Neugliederungen und

Aufspaltungen aber auch wegen mangelnder Bestimmungstiefe bei LAUTERBORN und ZIMMERMANN schwierig und wohl nur unvollständig möglich ist. Es ist auch durchaus möglich, dass die heute in größeren Tiefen vorherrschenden kleinschaligen Taxa damals zwar ebenfalls vorhanden waren, aber nicht beachtet wurden bzw. nicht bestimmt werden konnten. Ebenso könnte es sich um eine neophytische Art handeln. Trotzdem ist der Unterschied in den Diatomeengesellschaften zwischen damals (meist epiphytisch) und heute (epilithisch) auffallend groß. Dies legt unter Umständen einen Florenwechsel, d.h. eine Besiedlung der verbliebenen freien Flächen auf den Molassewänden durch neue Arten nahe.

Danksagung

Wir bedanken uns bei Frau E. HEPPERLE, Geschäftsführerin der Landesgartenschau Überlingen 2020 GmbH,

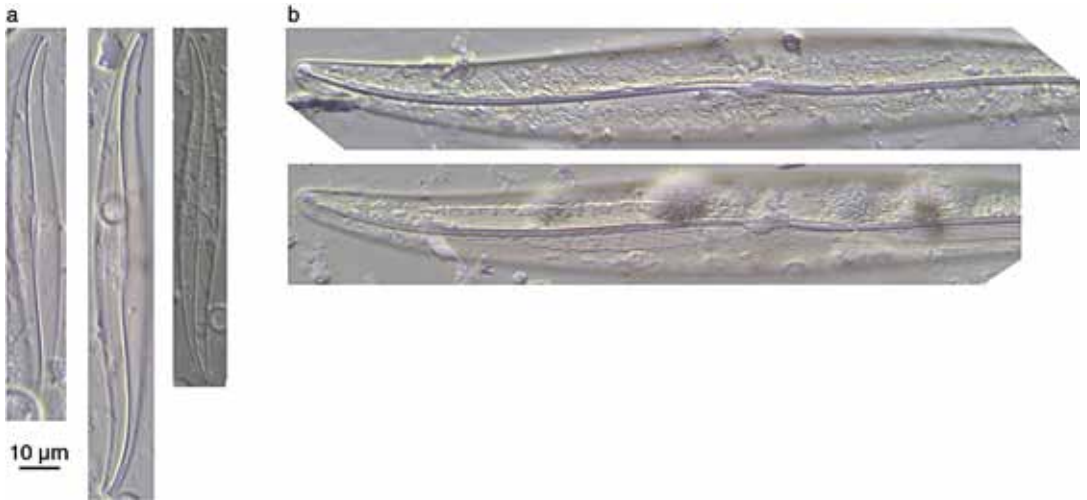


Abbildung 9. Typische Diatomeen-Taxa in geringeren Wassertiefen im Überlinger See (< 15 m) VIII. a – *Gyrosigma acuminatum*, b – *Gyrosigma attenuatum*.

die uns 2018 den Zugang zum See beim Seezeichen 24 ermöglicht hat, bei Frau Dr. PETRA TEIBER-SIESSEGGER und Herrn Dr. THORSTEN RENNEBARTH (LUBW-ISF) für Hinweise zur limnologischen und algologischen Untersuchung des Bodensees, bei Herrn Dr. PETER PFISTER, Innsbruck für die Hilfe bei der Bestimmung kritischer Algen (PoD), sowie bei JACKY KING für die Korrektur des englischen Abstracts. Nicht möglich gewesen wäre

diese Untersuchung ohne den wiederholten Einsatz der Taucher der Limnologischen AG des Naturwissenschaftlichen Vereins e.V. Karlsruhe: INGO KRÄUTLER, THOMAS HOLFELDER, ULRICH HEROLD, CLAUS WEINBRECHT, HEINZ WEINMANN, Dr. SABRINA PLEIGNIÈRE, MAIK LINGENFELD, ALFONS KLEINER, UDO KAISER, Prof. Dr. NORBERT LEIST und den Tauchern des Bodensee-Aquanauten-Teams Dr. RALF MÜNZENMEYER und OLIVER VOIGT.

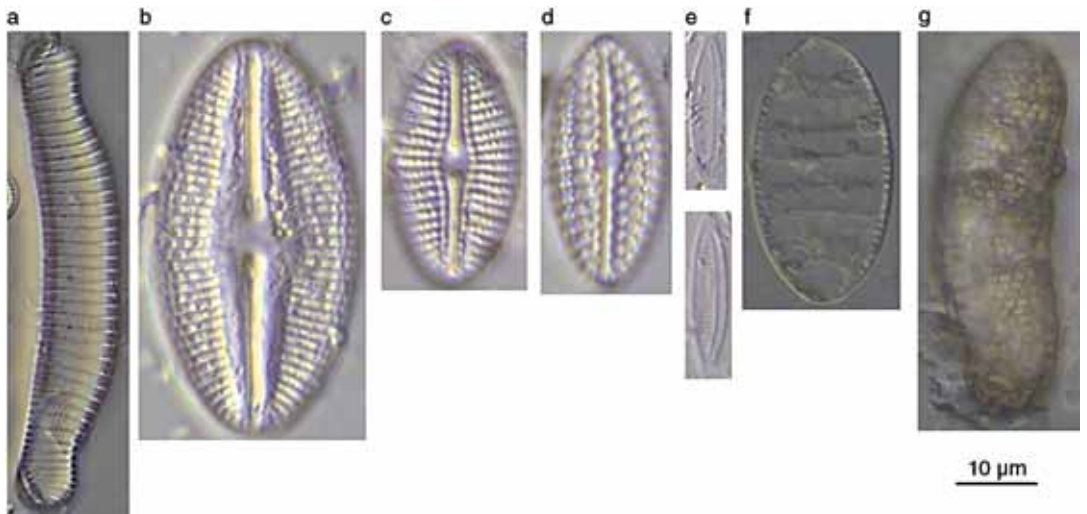


Abbildung 10. Typische Diatomeen-Taxa in geringeren Wassertiefen im Überlinger See (< 15 m) VII. a – *Eunotia arcubus*, b – *Diploneis* sp., c – *Diploneis* cf. *krammeri*, d – *Diploneis mauleri*, e – *Simonsenia delognei*, f – *Cymatopleura elliptica*, g – *Epithemia* sp.

Literatur

- AHRENS, M. (2000): Fissidentaceae. – In: NEBEL, M. & PHILIPPI, G. (Hrsg.). Die Moose Baden-Württembergs, Bd.1: 99-128.
- ANEBO (2018): ANEBO (Aquatische Neozoen im Bodensee), gefördert im Rahmen von Interreg III, Stand: 12.11.2018; <http://www.neozoen-bodensee.de/projekt>.
- CANTONATI, M., SCOLA, S., ANGELI, N., GUELLA, G. & FRASSANITO, R. (2009): Environmental controls of epilithic diatom depth-distribution in an oligotrophic lake characterized by marked water-level fluctuations. – *European Journal of Phycology* **44**(1): 15-29.
- CANTONATI, M., GUELLA, G., KOMÁREK, J. & SPITALE D. (2014): Depth-distribution of epilithic cyanobacteria and pigments in a mountain lake characterized by marked water-level fluctuations. *Freshwater Science* **33**: 537-547. DOI: 10.1086/675930
- DE YOE, R. H., LOWE, R. L. & MARKS, J. C. (1992): Effects of nitrogen and phosphorus on the endosymbiont load of *Rhopalodia gibba* and *Epithemia turgida* (Bacillariophyceae). – *Journal of Phycology* **28**: 773-777. doi: 10.1111/j.0022-3646.1992.00773.x
- GUIRY, M. D. & GUIRY, G. M. (2019): *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on 26 December 2019.
- HOFMANN, G. (1994): Aufwuchs-Diatomeen in Seen und ihre Eignung als Indikatoren der Trophie. – *Bibliotheca Diatomologica* **30**: 1-241.
- JOCHIMSEN, M. C., KÜMMERLIN, R. & STRAILE, D. (2014): Phytoplanktonentwicklung im Bodensee von 1965 – 2007: Einfluss von trophischen und klimatischen Veränderungen. Internationale Gewässerschutzkommission für den Bodensee (IGKB). – Bericht Nr. 59. 116 S.
- JOHN, D. M., WHITTON, B. A. & BROOK, A. J. (2002): The Freshwater Algal Flora of the British Isles. Cambridge, UK, Cambridge University Press, pp. 702.
- LAUTERBORN, R. (1922): Die Kalksinterbildungen an den unterseeischen Felswänden des Bodensees und ihre Biologie. – *Mitteilungen des badischen Landesvereins für Naturkunde und Naturschutz* **8**: 209-215.
- MARÉS, J., CANTONATI, M., SPITALE, D. & GUELLA, G. (2014): The benthic chlorophyte genus *Jaoba* (Ulvales), a putative China endemic, in Lake Garda, Italy: ecology, taxonomy, and molecular analyses. – *Freshwater Science* **33**: 593-605. DOI: 10.1086/675860
- SCHAUMBURG, J., SCHRANZ, C., STELZER, D., VOGEL, A. & GUTOWSKI, A. (2012): Verfahrensanleitung für die ökologische Bewertung von Fließgewässern zur Umsetzung der EU-Wasserrahmenrichtlinie: Makrophyten und Phytobenthos. – *Arbeitsmaterialien des Bayerischen Landesamtes für Umwelt*. 192 S.
- SCHRÖTER, C. & KIRCHNER, O. (1896): Die Vegetation des Bodensees. In: *Schriften des Vereins für Geschichte des Bodensees und seiner Umgebung* **9**. Abschnitt [Teil 1]: – Bd. 25, Anh. S. I-IV, 1-119.
- SCHÜTZ, W. (2017): Zur Verbreitung und Ökologie benthischer Rotalgen in Baden-Württemberg – eine Bestandsaufnahme. – *Carolinea* **75**: 45-71.
- SCHÜTZ, W. (2019): Erläuterungen zur Roten Liste der limnischen Rot- und Braunalgen Baden-Württembergs. LUBW Online-Veröffentlichung. <https://www.lubw.baden-wuerttemberg.de/natur-und-landschaft/rote-listen>
- SPITALE, D., SCALFI, A. & CANTONATI, M. (2012): Niche partitioning, shape of species response, and diversity in the phytobenthos across the rocky shoreline of a large peri-Alpine lake. *Journal of Great Lakes Research* **38**: 620–627. DOI: 10.1016/j.jglr.2012.09.007
- WEHR, J. D. (2003): Brown Algae. - In: WEHR, J. D. & SHEATH, R. G. (eds.): *Freshwater Algae of North America - Ecology and Classification*, Edition: 1, Chapter: **22**: 757-773. – Academic Press, New York.
- ZIMMERMANN, W. (1927): Über Algenbestände aus der Tiefenzone des Bodensees. Zur Ökologie und Soziologie der Tiefseepflanzen. – *Zeitschrift für Botanik* **20**: 1-28.