

Klaus SCHMIEDER

Die Characeen des Bodensees

Charophytes of Lake Constance

Abstract

Charophytes dominated the submersed macrophyte vegetation of Lake Constance in the beginning of the 20th century. A total of 17 species were documented in Lake Constance. Due to the subsequent eutrophication processes, species diversity of charophytes decreased to 3 species in late 70s. An immense effort was done by the countries and states in the catchment's area to decrease and eliminate phosphorus, the key factor for eutrophication, from wastewater. Since early 80s phosphorus content of Lake Constance decreased continuously. Associated with this oligotrophication process a recovery of charophyte vegetation took place both in species diversity and proportion. This fast recover presumably was feasible due to their rich and persistent diaspore deposits in the sediment. Currently 7 of the former and one new species of charophytes occur in Lake Constance. However, more intensive research may result in more species. In particular for *Chara contraria* and *Chara globularis*, different morphological variations are known in different parts of the lake. Solely the former *Nitella* species remain missing, although the present environmental conditions should meet their requirements.

Keywords: charophytes, species diversity, eutrophication, oligotrophication, long-term investigation, Lake Constance

1 Einleitung

Ziel dieses Beitrages ist eine Übersicht über die im Bodensee aktuell und historisch vorkommenden Characeenarten zu geben sowie die Defizite in deren Erforschung aufzuzeigen. Die Nomenklatur in diesem Beitrag richtet sich nach KRAUSE (1997).

Aktuelle systematische Untersuchungen der submersen Makrophytenvegetation des Bodensees sind nicht vorhanden. Die letzte seeumfassende Kartierung fand 1993 im Auftrag der Internationalen Gewässerschutzkommission für den Bodensee statt (SCHMIEDER 1998), auf die sich dieser Beitrag neben historischen Quellen stützt. Aktuellere Funde sind meist Zufallsfunde im Rahmen von aktuellen Forschungsprojekten anderer Themenbereiche (z.B. <http://www.uni-hohenheim.de/efplus/>) oder im Rahmen von Aktivitäten der Arbeitsgemeinschaft Bodenseeufer (AGBU, <http://www.bodensee-ufer.de>).

2 Kurze Charakteristik des Bodensees

Der Bodensee gehört mit einer Fläche von ca. 535 km² zu den größten Seen in Europa. Die Flachwasserzone umfasst etwa 13% der Seefläche, wobei im Untersee der Anteil bei 33% liegt. Die Uferlänge beträgt 273 km.

Der Bodensee ist einer der wenigen großen Voralpenseen mit unregelmäßigem Wasserstand. Aufgrund seines vorwiegend alpinen Einzugsgebietes führt dies zu charakteristischen Wasserstandsschwankungen im Jahreslauf, deren Maximum im Frühsommer im Durchschnitt 2 m über dem jährlichen Minimum im Winter liegt. In Extremfällen wie 1965, 1987 und 1999 kann die Differenz auch weit höher liegen.

Wie viele andere europäische Seen unterlag der Bodensee einer Periode rasanter Eutrophierung in den 1960er und 1970er Jahren, verbunden mit starken Veränderungen der submersen Makrophytenvegetation (LANG 1973, 1981). Hierbei spielten vor allem die steigenden Phosphorkonzentrationen als Minimumfaktor der Primärproduktion eine zentrale Rolle (Abb. 1). Durch die Bemühungen der Länder im Einzugsgebiet konnten die Phosphorkonzentrationen mit Beginn der 1980er Jahre wieder stetig gesenkt werden, wodurch sich wiederum erhebliche Veränderungen in der Zusammensetzung der submersen Makrophytenvegetation ergaben (SCHMIEDER 1998).

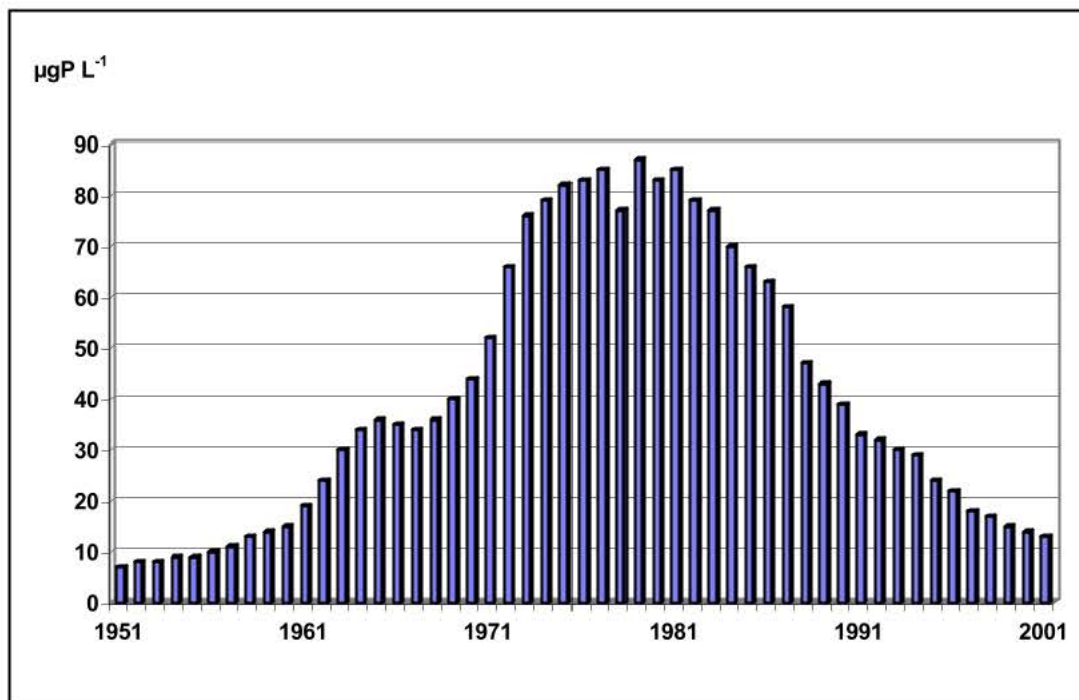


Abb. 1 Entwicklung der Phosphorkonzentration während der Durchmischungsphase im Bodensee von 1951-2001.

3 Historische Entwicklung der Characeen im Bodensee

Nach SCHRÖTER & KIRCHNER (1902) bewohnten die Characeen im Bodensee das gesamte Gebiet der Uferflora vom überschwemmten Hang bis zur unteren Grenze der Makrophyten bei ca. 30 m, wo sie vor allem auf sandigem oder schlammigem Boden zusammenhängende oft sehr ausgedehnte unterseeische Wiesen bilden. Die Autoren beschreiben insgesamt 8 Arten, wobei *Chara tomentosa* am häufigsten vorkam. Daneben werden auch *C. contraria*, *C. aspera*, *C. denudata*, *C. rudis*, *Nitella opaca*, *N. hyalina*, *N. syncarpa* und *Tolypella glomerata* genannt. Letztere fand sich allerdings nicht im See selbst, sondern in einer Erweiterung des Rheins und war bis dahin aus Süddeutschland und der Schweiz nicht bekannt.

Die Untersuchungen von BAUMANN (1911) ergaben insgesamt 17 Arten, wobei *C. vulgaris* und *C. intermedia* nicht im See selbst, sondern in Zuflussgräben bzw. in seenahen Tümpeln vorkamen. Zu den bei SCHRÖTER & KIRCHNER (1902) genannten kamen *C. vulgaris*, *C. hispida*., *C. globularis*, *C. virgata*, *C. intermedia*, *Nitellopsis obtusa*, *Nitella capitata* und *N. flexilis*. BAUMANN erwähnt auch einen Fund von *Tolypella spec.*, den er nach Mitteilung von Prof. ERNST zu *T. nidifica* zuordnete.

GEIßBÜHLER (1938) untersuchte die Bucht von Luxburg-Romanshorn, deren Biozönose er durch die steigende Abwasserbelastung der Zuflüsse Salmsacher- und Luxburgeraach und auch durch bauliche Veränderungen gefährdet sah. Insgesamt 12 Characeenarten wurden von ihm in der Luxburger Bucht dokumentiert: *C. tomentosa*, *C. contraria*, *C. aspera*, *C. globularis*, *C. denudata*, *C. imperfecta*, *C. vulgaris*, *Nitella opaca*, *N. hyalina*, *N. syncarpa*, *Nitella spec.* und *Tolypella glomerata*. Vor allem die Unterscheidung der Arten *C. contraria* und *C. vulgaris* schien ihm dabei Schwierigkeiten bereitet zu haben. Auch *C. imperfecta* und *C. dissoluta* konnte er nicht sicher trennen. Interessant war für ihn die zonale Anordnung der Characeen im Untersuchungsgebiet, wobei *C. vulgaris* die flachsten Zonen bis ca. 3 m besiedelte, *C. contraria* in 2-5 m und *C. imperfecta* und *C. dissoluta* in 3-6 m wuchsen.

LANG (1973) wertete im Rahmen der ersten seeumfassenden Kartierung der submersen Makrophyten 1967 die o. g. Literatur aus und geht auf alle genannten Arten ein. Von den o. g. Arten waren Mitte der 1960er Jahre infolge der Eutrophierung bereits 11 verschollen: *C. intermedia*, *C. virgata*, *C. dissoluta*, *C. hispida*, *C. imperfecta*, *C. vulgaris*, *N. capillaris*, *N. flexilis*, *N. opaca*, *N. syncarpa* und *T. glomerata*.

Von den übrigen Arten waren nur noch *C. aspera* und *C. contraria* (diese Arten wurden bei den Kartierungen zusammengefasst), und *C. tomentosa* im Untersee noch häufiger, quantitativ aber sicher zurückgegangen.

Der eutrophierungsbedingte Rückgang der Characeen im Bodensee hielt bis Ende der 1970er Jahre an. LANG (1981) fand bei der zweiten seeumfassenden Kartierung der submersen Makrophyten 1978 nur noch 3 Arten im Bodensee, wobei die zusammengefassten Arten *C. contraria*/*C. aspera* weiter stark zurückgingen, während *N. obtusa* im Untersee und in der Fussacher Bucht deutlich zunahm.

Mitte der 1980er Jahre zeigten die Bemühungen der Internationalen Gewässerschutzkommission für den Bodensee (IGKB) um die Reinhaltung des Bodensees erste Wirkungen in der Vegetation. SCHMIEDER (1991) fand Mitte der 1980er Jahre im Untersee und Überlingersee bereits wieder ausgedehnte Wiesen vor allem beste-

hend aus *C. contraria* und *C. globularis* sowie an der unteren Vegetationsgrenze von *N. obtusa*. *C. aspera* konnte nicht gefunden werden, was die Vermutung nahe legt, dass auch die 1978 von LANG (1981) beschriebenen Bestände von *C. contraria*/*C. aspera* nur aus *C. contraria* bestanden.

Die dritte seeumfassende Kartierung des Bodensees 1993 (SCHMIEDER 1998) brachte insgesamt 6 Characeenarten zutage, wobei *C. contraria* und *C. globularis* weitaus am häufigsten waren. *N. obtusa* hatte im Vergleich zu 1978 und 1967 weiter zugenommen. Wiederfunde von *C. aspera*, die vor allem in Schwallkreisen der Bogenfelder häufiger zu finden war und 2 Exemplaren von *C. tomentosa* bestätigten den Erfolg der Sanierungsmaßnahmen im Einzugsgebiet. Dazu kam als Neufund beschränkt auf 2 Häfen *Nitella mucronata*. Auffällig war ein West-Ost-Gradient mit einem deutlichen Verbreitungsschwerpunkt der Characeen im westlichen Bodensee.

Seit 1993 wurde im Bodensee keine systematische Kartierung der submersen Vegetation mehr durchgeführt, sporadische Untersuchungen zeigten aber eine starke Ausbreitung von *C. aspera* in der zweiten Hälfte der 1990er Jahre. Im Jahr 2003 wurden im Gnadensee erstmals wieder ausgedehnte Bestände von *C. tomentosa* gefunden und auch *T. glomerata* im Ermatinger Becken erstmals nach 1902 wieder nachgewiesen. Letztere wurde auch 2004 bei Triboltingen von DIENST (mündl. Mitt.) nachgewiesen. Aktuell kommen im Bodensee wieder 8 Characeenarten vor. Einzig die *Nitella*-Arten bleiben nach wie vor verschollen, wobei mehrere Arten bei Sedi-mentuntersuchungen im Gnadensee (KOBEL 1996) und Überlingersee (DILGER 2004 Briefl. Mitt.) in Form von Oogonien nachgewiesen wurden.

4 Ökologie und Verbreitungsentwicklung der einzelnen Arten in den letzten Jahrzehnten

a. *Chara tomentosa* L.

Nach SCHRÖTER und KIRCHNER (1902) bildete *C. tomentosa* die Hauptmasse der Vegetation, ausgedehnte, wahrscheinlich auch über den Winter dauernde Wiesen oder Wälder. Die Fundorte lagen in 1-4,5 m Tiefe. Nach BAUMANN (1911) fischte sie LEINER beim Kämtle unweit Konstanz in einer schlanken Form noch bei ca. 30 m heraus.

Sie wurde in lange währender Tradition im Gartenbau und in der Landwirtschaft als Dünger verwendet: „Am Bodensee wird die *Chara* mit eisernen Rechen aus dem See gefischt, in großen Haufen der Luft und der Sonne eine Zeit lang ausgesetzt und dann untergegraben. Ohne diese Aushilfe könnten z. B. die Gärtner des sog. Paradieses bei Konstanz ihre Gemüsegelder bei dem Mangel an Dung nicht zu dem außerordentlichen Ertrage bringen“ (YTTNER, zitiert nach A. BRAUN a. a. O. in SCHRÖTER & KIRCHNER 1902).



Abb. 2 *C. tomentosa* in der Bauernhornbucht am Nordufer der Insel Reichenau im Sommer 2003

Die Autoren nennen auch weitere Quellen für diesen Brauch, die bis ins Jahr 1784 zurückreichen. „...Dadurch wird der See und der Rhein gereinigt und das Bett immer offen gehalten (SANDERS 1784 zitiert in LEINER 1892, in SCHRÖTER UND KIRCHNER 1902). „Mit *Chara* gedüngter Boden soll viel weniger „Ungeziefer ziehen“. Den Mäusen sei der Geruch widerwärtig. Das Volk nennt diese düngfähige *Chara* allgemein „Mieß“ (LEINER 1892, zitiert in SCHRÖTER & KIRCHNER 1902).

Auch BAUMANN (1911) beschreibt diesen zu der Zeit noch verbreiteten Brauch ausführlich, wobei die Characeen im Frühjahr gefischt wurden, also überwinterten. Er macht außerdem auf die Nutzung von Characeen als Nahrungsquelle für „Belchen“ (*Fulica atra*) aufmerksam, die die Characeen im Winter bei Niedrigwasser angeblich hauptsächlich des schleimigen Diatomeenüberzuges wegen fressen.

1993 konnte *C. tomentosa* nach 1967 erstmals wieder im Bodensee nachgewiesen werden. Die Funde beschränken sich aber auf wenige Einzelpflanzen im Gnadensee vor Allensbach sowie auf eine Einzelpflanze vor Berlingen. Eine gezielte Nachsuche mit Tauchern in der Vegetationsperiode 1994 konnte die Fundorte von 1993 nicht bestätigen, jedoch wurden zwei weitere Fundorte vor dem Campingplatz Himmelreich im Gnadensee bei Allensbach und in der Bucht westlich von Ermatingen dokumentiert. Die Art trat also vereinzelt wieder im Bodensees auf. Im Jahr 2003 wurden dann wieder ausgedehnte Bestände in der Bauernhornbucht am Nordufer der Insel Reichenau angetroffen und im Sommer 2004 auch bei Hornstaad vom Autor vereinzelt Pflanzen zwischen *C. contraria* gefunden.

Die zweihäusige, mehrjährige Pflanze lebt in großen Seen, wo sie nach MOORE (1986) in Tiefen zwischen 0,5 m und 20 m wächst. Männliche Pflanzen sind häufiger

als weibliche. Die Überdauerung des Zeitraumes höchster Trophie im Bodensee kann jedoch nur durch keimfähige Oosporen erfolgt sein. KOBL (1996) findet intakte Oosporen sowohl am Nordufer der Insel Reichenau als auch am Südufer der Halbinsel Mettnau, der größte Teil der Oosporen wies aber leere Hüllen auf.

Hinsichtlich der eutrophierenden Pflanzennährstoffe besiedelt *C. tomentosa* nach PIETSCH (1982) nur sehr enge Konzentrationsbereiche. Nach KRAUSE (1981) ist sie jedoch nicht unbedingt an oligotrophe Verhältnisse gebunden und auch KONOLD (1987) erweitert den von PIETSCH angegebene Toleranzbereich für Ammonium zu mittleren Konzentrationsbereichen. Nach MELZER et al. (1986) meidet *C. tomentosa* stärker belastete Abschnitte des Chiemsees. MELZER (1988) und MELZER & SCHNEIDER (2001) stellen die Art zur Indikatorgruppe 2,0, d. h. zu den oligotropheren Arten.

b. *Chara aspera* Willd.

Nach BAUMANN (1911) ist *C. aspera* im Untersee die häufigste Art, von der "Grenzzone bis zur Wyse" bei 4 m Tiefe. Vom Ermatinger Becken ("Im Feld") beschreibt er wiesenartige, bei Niedrigwasser ausgetrocknete, weissschimmernde Bestände. Auch SZIJJ (1965) bezeichnet *C. aspera* noch als bestandsbildende Art des Ermatinger Beckens, während LANG (1967) Anfang der 60er Jahre im westlichen Bodensee bereits *C. contraria* als häufigste Armleuchteralgenart findet, *C. aspera* aber durchaus noch vorkommt (Im Feld, Reichenau-Südufer, Südufer der Mettnau).

C. aspera zählt zu den Arten, welche infolge der starken Eutrophierung innerhalb des Zeitraumes zwischen 1967 und 1978 im Bodensee verschollen sind. Bei den seeumfassenden Kartierungen von 1967 und 1978 (LANG 1973, 1981) wurde die Art mit *C. contraria* zusammengefasst, so dass eine präzise Aussage zur Verbreitung im Zeitraum der 1960er und 1970er Jahre nicht möglich ist. LANG (1973) fand sie jedoch 1967 noch häufig im Ober- und Untersee. Der starke Rückgang der gegenüber Eutrophierungserscheinungen weit weniger empfindlichen *C. contraria* im Zeitraum zwischen 1967 und 1978 lässt auf ein vollständiges Verschwinden von *C. aspera* in diesem Zeitraum schließen, so dass die Verbreitungsangaben bei LANG (1981) *C. contraria* zugerechnet werden können. Fundmeldungen für die achtziger Jahre liegen nicht vor.

In der seeumfassenden Kartierung von 1993 (SCHMIEDER 1998) wurde *C. aspera* im Untersee wieder verbreitet angetroffen, wo sie vor allem am Nordufer des Gnadensees in 0,5 – 2 m Wassertiefe z. T. dichte Einartbestände bildet. Großflächige Wiesen mit der Einstufung „massenhaft“ traten aber nirgends auf. Im Obersee lag 1993 der Verbreitungsschwerpunkt von *C. aspera* in der Fussacher Bucht, wo sie in größeren Flächen die Einstufung „verbreitet“ erhielt. Ansonsten fand sich die Art nur sporadisch in kleinen ufernahen Flächen.

Nach 1993 hat sich *C. aspera* weiter ausgebreitet und ist überall wieder häufig anzutreffen. Genaue Verbreitungsuntersuchungen neueren Datums liegen jedoch nicht vor.

Nach KRAUSE (1981) bevorzugt *C. aspera* Wasser von ca. 1 m Tiefe und meidet im Gegensatz zu anderen Arten das luvseitige Ufer nicht. PIETSCH (1982) gibt für die Wohngewässer von *C. aspera* Phosphat-Konzentrationen kleiner als 20 µgP/l an.

Auch für Nitrat- und Ammonium-Konzentrationen besitzt *C. aspera* nach PIETSCH (1982) nur sehr enge Toleranzbereiche. MELZER (1988) und MELZER & SCHNEIDER (2001) stellen *C. aspera* zur Indikator-Gruppe 1,5, was einem oligotrophen Gewässertyp entspricht. Die Wiederbesiedlung des Bodensees im Laufe des Oligotrophierungsprozesses nach 1978 erfolgte deutlich schneller als bei *C. tomentosa*, welche in die Indikatorgruppe 2,0 gestellt wird.

c. *Chara contraria* A. Braun ex Kütz.

BAUMANN (1911) beschreibt mehrere Fundorte von *C. contraria* im Untersee (Gnadensee, Insel Langenrain), sie scheint jedoch gegenüber *C. aspera* weit weniger häufig. 1967 nimmt sie bereits ihren Platz als häufigste Armleuchteralge des Untersees ein (LANG 1967, 1973). In den folgenden Jahren ist jedoch ein starker Rückgang zu verzeichnen, so dass 1978 im Untersee nur in der Hegnebucht und im Obersee nur in der Fussacher Bucht noch größere Bestände zu finden sind, und LANG (1981) die Characeen am Bodensee bereits als floristische Seltenheit einordnet. Im Jahr 1993 zählte *C. contraria* wieder zu den häufigsten Arten im Bodenseelitoral, wobei die Verbreitung einen deutlichen Schwerpunkt im Untersee erkennen lässt (SCHMIEDER 1998). Die auffallendste Lücke des Verbreitungsgebietes stellte 1993 die Flachwasserzone vor dem Eriskircher Ried im Einflussbereich der Schussen dar. Weitere Verbreitungslücken finden sich am Obersee in der Luxburger Bucht, in der Bucht von Arbon, in der gesamten Bregenzer Bucht sowie um Lindau. Die Verbreitungsgebiete von 1993 zeigen große Ähnlichkeit mit denen von 1967, die Verbreitungslücken waren 1967 jedoch weit ausgedehnter als 1993. Die Erfahrungen nach dem Extremhochwasser 1999, wo in der Vegetationsperiode 2000 deutliche Bestandsrückgänge bei den Characeen festgestellt wurden (SCHMIEDER et al. 2004a), lassen vermuten, dass die in der Kartierung von 1967 dokumentierte Verbreitung der submersen Makrophytenvegetation noch unter den Nachwirkungen des Extremhochwassers von 1965 stand. Jedenfalls erscheinen weite Flächen des Untersees in den Luftbildern vegetationsfrei, was sich aufgrund der damaligen trophischen Verhältnisse nicht erklären lässt. Die Bestandseinbußen nach dem Extremhochwasser 1999 waren jedoch 2001 bereits wieder ausgeglichen, so dass die trophische Situation möglicherweise Einfluss auf die Nachhaltigkeit von Auswirkungen solcher Extremereignisse hat. Neben *C. aspera* und *C. globularis* zählt *C. contraria* zu den aktuell häufigsten und verbreitetsten Arten des Bodensees.

Von *C. contraria* konnten 1993 im Bodensee mehrere morphologische Varietäten beobachtet werden, die auch aktuell angetroffen werden. So unterscheidet sich die Form, welche den Obersee besiedelt deutlich durch stark verlängerte Endglieder der Brakteen von den Formen, welche im Untersee zu finden sind. Im Seerhein wurde eine Form gefunden, deren Habitus eher *C. aspera* ähnelt, jedoch unbestachelt ist. Darüber hinaus konnte vor allem im Untersee eine rindenzellenarme Form unterschieden werden, die nachfolgend gesondert als *C. denudata* behandelt wird.

VAHLE (1990) beschreibt *C. contraria* als kennzeichnend für klare, kalkreiche, oligo- bis mesotrophe Gewässer. Sie bevorzugt im Gegensatz zur nah verwandten Art *C. vulgaris* beständige Gewässer, wo sie dauerhafte Siedlungen bildet. Nach KRAUSE (1981) bevorzugt *C. contraria* sommerwarmes, relativ planktonreiches Wasser, dessen Orthophosphat-Gehalt 7 µgP/l höchstens geringfügig überschreitet. Die Ammo-

nium-Konzentrationen liegen ebenfalls niedrig (3 - 158 µgN/l), während der Nitratgehalt in Ausnahmefällen 12 mgN/l erreichen kann. PIETSCH (1982) gibt ähnliche Toleranzbereiche an wie für *C. aspera*. Nur hinsichtlich Nitrat besiedelt *C. contraria* seinen Angaben zufolge einen weit größeren Konzentrationsbereich. KONOLD (1987) dagegen findet die Art auch noch bei deutlich höheren Phosphor-Konzentrationen, was auch die Erfahrungen am Bodensee bestätigen. Auch MELZER et al. (1986) ordnet *C. contraria* aufgrund seiner Erfahrungen zu den Indikatoren mesotropher Verhältnisse. MELZER & SCHNEIDER (2001) ordnen sie der Indikatorgruppe 2,5 zu. Auch die Erfahrungen am Bodensee bestätigen die gute Eignung von *C. contraria* als Indikatorart für mesotrophe Verhältnisse.

d. *Chara virgata* Kütz.

Nach BAUMANN (1911) wuchs *C. virgata* zu Beginn des 20ten Jahrhunderts im Untersee bei Ermatingen-Buchern. LANG (1973) fand die Art nicht. Die *C. globularis* nah verwandte Art, nach KRAUSE (1997) meist kleiner als diese, ist sonst makroskopisch von ihr nicht zu unterscheiden. Bezüglich der Standortansprüche besitzt *C. virgata* weite Amplituden, so dass sie im Bodensee aktuell vorkommen könnte. In der Tat können aktuell verschiedene Variationen von *C. globularis* beobachtet werden, so dass sich eine genauere Nachsuche lohnen würde. MELZER & SCHNEIDER (2001) ordnen *C. virgata* der Indikatorgruppe 2,0 zu.

e. *Chara denudata* A. Braun

Diese meist rindenzellenlose Form der *C. contraria*, deren Artstatus umstritten ist, bildete 1993 ihren Verbreitungsschwerpunkt am Nordufer des Zellersees und vor der Westspitze der Insel Reichenau aus. Im Obersee fand sich ein kleines Zentrum vor Fischbach.

Die Varietät wurde bei den früheren Kartierungen nicht angegeben. Bereits BAUMANN (1911) beschreibt jedoch eine Varietät der *C. contraria*, die sich durch schwache, nur in den Mittelreihen entwickelte oder ganz fehlende Berindung auszeichnet unter dem Namen *C. dissoluta* A. Braun. Die nach seinen Angaben im Untersee sehr seltene Art wurde von ihm für das Gebiet erstmals dokumentiert. Auch GEIßBÜHLER (1938) beschreibt die Form für die Luxburger Bucht. Bei der 1993 im Bodensee erstmals in ihrer vollständigen Verbreitung erfassten Form dürfte es sich um die von BAUMANN beschriebene handeln. Aufgrund der fehlenden Angaben kann aber die Verbreitungsentwicklung im Untersuchungszeitraum nicht nachvollzogen werden. KRAUSE (1993 mündl.) hatte 1985 bereits Exemplare mit reduzierten bzw. fehlenden Rindenzellen festgestellt und war der Meinung, dass dieser Prozess der Rückbildung 1986 stärker fortgeschritten gewesen sei.

Nach MOORE (1986) scheint die Varietät an große, tiefe, alkalische Seen gebunden, wo sie in Tiefen von 2 – 14 m gefunden wurde. Hinsichtlich der Habitatansprüche dürfte *C. denudata* weitgehend *C. contraria* entsprechen; jedenfalls tritt sie immer innerhalb ausgedehnter Bestände dieser Art auf, wobei sie hin und wieder sogar dominiert. In der Literatur finden sich kaum Angaben. MELZER et al. (1986) findet am Chiemsee eine Form der *C. contraria*, der nahezu sämtliche Rindenzellen

fehlen und bringt dieses Phänomen in Zusammenhang mit erhöhter Nährstoffbelastung.

f. *Chara globularis* Thuill.

C. globularis wurde in den seeumfassenden Kartierungen von 1967 und 1978 nicht gesondert berücksichtigt. LANG (1967, 1973) gibt als einzigen Fundnachweis den Bereich des Fährnhorns am Südufer der Insel Reichenau an. BAUMANN (1911) beschreibt einige Fundorte für den Untersee und auch für den Obersee sind von GEIßBÜHLER (1938) Fundorte in der Luxburger Bucht dokumentiert. 1993 trat die Zerbrechliche Armleuchteralge häufig auf, vor allem im Untersee und meist zusammen mit *C. contraria*. Nur vereinzelt fand sie sich im Obersee. Zwischen Münsterlingen und Uttwil wurde sie 1993 jedoch stetig in den *C. contraria*-Rasen angetroffen.

C. globularis wird in der Literatur hinsichtlich ihrer Standortansprüche allgemein als wenig wählerisch charakterisiert (CORILLION 1972, KRAUSE W. 1981, MELZER et al. 1986, MELZER 1988, KONOLD 1987). Auch PIETSCH (1982) gibt weitere Toleranzbereiche als für die meisten übrigen *Chara*-Arten an. Aufgrund der heutigen starken Verbreitung und der weiten Toleranzbereiche der Standortfaktoren ist durchaus anzunehmen, dass *C. globularis* 1967 und auch 1978 im Untersee vorhanden war, taxonomisch aber wie die vorgenannten Arten nicht von *C. contraria* unterschieden wurde. Von der allgemeinen Abnahme der Characeen-Vegetation im Laufe der 70er Jahre dürfte aber auch *C. globularis* betroffen gewesen sein. Die Art wurde jedoch bereits 1986 wieder häufig zusammen mit *C. contraria* im Untersee gefunden (SCHMIEDER 1991). MELZER & SCHNEIDER (2001) ordnen sie der Indikatorgruppe 2,5 zu.

g. *Chara hispida* L.

BAUMANN (1911) nennt Fundorte im Seerhein beim Paradies, im Ermatinger Becken sowie im Markelfinger Ried. LANG (1973) konnte die Art nicht finden und auch aktuell bestehen keine Fundnachweise.

Nach KRAUSE (1997) bevorzugt sie kalkreich-oligosaprobess Wasser, wobei sie durch Grundwasserzutritt besonders gefördert wird. MELZER & SCHNEIDER (2001) ordnen sie der Indikatorgruppe 1,0 zu.

h. *Chara rudis* (A. Braun) Leonh.

Nach SCHRÖTER & KIRCHNER (1902) wuchs die *C. hispida* nahestehende und von ihr nach KRAUSE (1997) häufig nicht unterschiedene Art im Überlinger See bei Nussdorf. Neuere Fundnachweise fehlen.

Nach Krause (1997) besiedelt sie □-mesosaprobe Seen in Kalkgebieten.

i. *Chara vulgaris* L.

Bei SCHRÖTER & KIRCHNER (1902) wird die Art nicht genannt. Nach GEIßBÜHLER (1938) ist sie in der Luxburger Bucht die häufigste Art neben *C. aspera*. Nach BAU-

MANN (1911) am Untersee verbreitet doch nicht im Litoral sondern in Gräben, überrieselten Riedstellen und Tümpeln. Neuere Fundnachweise fehlen.

Die von *C. contraria* an der Bestachelung zu unterscheidende Art könnte am Bodensee in jüngerer Zeit dieser Art zugeordnet worden sein. Jedenfalls sind von *C. contraria* aktuell mindestens 3 verschiedene, jeweils für einzelne Seeteile typische, morphologische Varianten bekannt, die einer näheren Untersuchung bedürfen.

Nach KRAUSE (1997) kommt sie vorzugsweise in flachen anfänglich \square -mesosaprobien Wasseransammlungen vor (in der Oberrheinaue in regenreichen Sommern in jeder größeren Wasserlache), jedoch kaum in Seen. Insofern sind die von GEIßBÜHLER (1938) beschriebenen Vorkommen zweifelhaft, zumal er nach eigenen Angaben Schwierigkeiten bei der Bestimmung hatte. Gegenüber Eutrophierung ist sie nach KRAUSE (1997) resistenter als andere Characeen. MELZER & SCHNEIDER (2001) ordnen sie der Indikatorgruppe 3,0 zu.

j. *Nitella capillaris* (Krock.) J. Groves & Bull.-Webst.

N. capillaris wird von BAUMANN (1911) für den Bodensee Untersee bei Reichenau Schopflen angegeben. Neuere Fundnachweise fehlen.

Nach KRAUSE (1997) besiedelt *Nitella capillaris* mit Vorliebe Kleingewässer mit geringem Phanerogamenbewuchs, wo sie bereits im Frühjahr reift und kurz danach unauffindbar ist. Über die Standortansprüche dieser Art herrschen nach VAHLE (1990) noch Unklarheiten. Die in Niedersachsen besiedelten Gewässer lagen meist am Rande von Flussniederungen von Flussunterläufen, wo sie sowohl von nährstoffreichem Überflutungswasser als auch von nährstoffarmem Quell- oder Sickerwasser aus der angrenzenden Geest beeinflusst werden.

k. *Nitella flexilis* (Linné) C. Agardh

Auch *N. flexilis* war zu Beginn des 20sten Jahrhunderts im Bodensee heimisch. BAUMANN (1911) gibt sie für den Untersee unterhalb Berlingen an. Neuere Fundnachweise fehlen. KOBL (1996) konnte sie jedoch in der Diasporenbank der Sedimente am Nordufer der Insel Reichenau bei St. Georg in 1 m Wassertiefe bei 10-15 cm Sedimenttiefe und auch in 8 m Wassertiefe im Sedimentbereich von 10-20 cm nachweisen. Keine der Oosporen war jedoch unbeschädigt.

Die in KRAUSE (1997) beschriebene weite Verbreitung lässt auf weite Standortamplituden schließen. KRAUSE (1997) schließt aus den Vorkommen im eutrophierten Ranunculetum fluitantis auf eine relativ hohe Unempfindlichkeit gegen gesteigerten Saprobiegrad. Insofern sollte der Bodensee die Standortansprüche der Art erfüllen.

l. *Nitella hyalina* (DC.) C. Agardh

N. hyalina wuchs gegen Ende des 19ten Jahrhunderts nach SCHRÖTER UND KIRCHNER (1902) im Überlinger See bei der Mainau. GEIßBÜHLER (1938) findet sie noch in wenigen Exemplaren in der Luxburger bzw. Egnacher Bucht. Im Untersee war sie nach BAUMANN (1911) ziemlich verbreitet und stellenweise in Menge, z. B. bei Allensbach und im Ostteil des Gnadensees. LANG (1967) gibt noch einen Fundort im östlichen Gnadensee an. Neuere Fundnachweise fehlen. KRAUSE (1997) gibt zwar

einen Fundort im Gnadensee vor Hegne an, bezieht sich aber vermutlich auf die Angabe von LANG (1967).

KOBL (1996) findet sie in der Diasporenbank der Sedimente am Nordufer der Insel Reichenau bei St. Georg in vor allem in 2 m Wassertiefe häufig und oft zusammen mit denen von *C. aspera* und *C. vulgaris*. Mit wenigen Ausnahmen enthielten alle Sedimentproben aus 1 und 2 m Wassertiefe einen großen Anteil an keimfähigen Oosporen.

Notwendige Voraussetzung für das Gedeihen von *N. hyalina* ist nach KRAUSE (1997) hoher Lichtgenuss; sie geht selten in mehr als 1 m Tiefe.

m. *Nitella mucronata* (A. Braun) Miq. In H. C. Hall em. Wallm

N. mucronata wurde für den Bodensee 1993 (SCHMIEDER 1998) erstmals dokumentiert. Die drei 1993 festgestellten Vorkommen lagen ausschließlich in Häfen des Obersees, dem alten Hafen von Horn am Südufer sowie im Hafen von Langenargen und im westlichen Teil des Yachthafens (Baggerloch) von Langenargen. Nach dem Umbau des alten Hafens von Horn dürfte dieses Vorkommen jedoch mittlerweile erloschen sein.

Nach VAHLE (1990) siedelt *N. mucronata* in neutralem, kalkhaltigem Wasser auch unter eutrophen Bedingungen. PIETSCH (1982) gibt dagegen für *N. mucronata* extrem phosphatarmer, ammoniumfreie bis extrem arme und nitratarme Gewässer an. Nach KRAUSE (1981) weicht die Art weit vom Normalverhalten der Characeen ab. Auch sie hat ihr Verbreitungszentrum im oligotrophen Bereich, dringt aber auch in die höheren Saprobienstufen vor. KRAUSE (1969) kennt sie aus dem erheblich eutrophierten Callitrichetum der Oberrheinaue, wobei zugeleitetes Rheinwasser mit Ammonium- und Phosphat-Gehalten in den Größenordnungen 0,2 und 0,6mg/l sie sogar gefördert hat. Nach BACKHAUS & KRAUSE (1975) ist sie die einzige einheimische Characee, die auch eutrophierte Gewässer besiedelt und sich sogar in dichten Ansammlungen von *Ceratophyllum demersum* hält.

n. *Nitella opaca* (Bruz.) C. Agardh

N. opaca kam nach SCHRÖTER & KIRCHNER (1902) im Überlingersee in ausgedehnten Wiesen in 13,5 m Tiefe bei Wallhausen vor. Auch GEIßBÜHLER (1938) beschreibt vereinzelte Vorkommen im Obersee in der Luxburger Bucht in 7-10 m Tiefe. Nach BAUMANN (1911) ist sie im Untersee nicht häufig. Er beschreibt insgesamt 3 Fundorte bei Ermatingen, bei Gottlieben und Triboltingen. Neuere Fundnachweise fehlen.

KRAUSE (1997) vermutet zwei genetisch verschiedene Rassen mit unterschiedlicher Standortwahl. So wurden in Pflanzen aus einem *Lobelia-Isoetes*-See n=12 Chromosomen, in Pflanzen aus kalkhaltigem Wasser n=16 Chromosomen gefunden. Dauerhafte Siedlungen bestehen bei Grundwassereinfluss. MELZER & SCHNEIDER (2001) ordnen sie der Indikatorgruppe 2,5 zu.

o. *Nitella syncarpa* (Thuill.) Chev.

SCHRÖTER & KIRCHNER (1902) geben *N. syncarpa* im Obersee bei Kreuzlingen an, GEIßBÜHLER (1938) für die Luxburger Bucht und BAUMANN (1911) in der Oberen Güll bei der Insel Mainau, vor Landschlacht und am Käntle bei Konstanz, wo er sie steril in über 30 m Tiefe fand. Auch hier fehlen neuere Fundnachweise. KOBL (1996) findet entleerte Oosporen am Südufer der Halbinsel Mettnau in 8 m Wassertiefe in Sedimenttiefen von 15 – 20 cm.

p. *Nitellopsis obtusa* (Desv.) J. Groves

Um die Jahrhundertwende war die Art aus dem Obersee und Überlingersee gar nicht bekannt (SCHRÖTER & KIRCHNER 1902), wuchs aber nach GAMS (briefl., zitiert in LANG 1973) 1927 im Lindauer Kleinen See in etwa 2 m Tiefe reichlich. BAUMANN (1911) gibt für den Untersee einige Fundorte an, bei Moos findet er Exemplare von 1m Länge mit bis zu 15 cm langen Internodien. 1967 hauptsächlich auf den Markelfinger Winkel des Gnadensees beschränkt, erfolgte bis 1978 eine starke Ausbreitung in die östlichen Teile des Gnadensees (vgl. auch LANG 1981), die sich bis 1993 fortsetzte, so dass *N. obtusa* 1993 zu den häufigsten Arten des Untersees zählte. Der Verbreitungsschwerpunkt lag 1993 im Gnadensee, wo die Art in allen bewachsenen Tiefenstufen vorkam, meist aber die Tiefengrenze der Vegetation ausbildete. Auch eine Ausbreitung in die übrigen Seeteile des Untersees fand bis 1993 statt. Aktuell kann *N. obtusa* im Untersee verbreitet angetroffen werden, ist aber im Vergleich zu 1993 in den flachen Bereichen wieder seltener geworden und beschränkt sich weitgehend auf die Bereiche der unteren Vegetationsgrenze in ca. 6 m Tiefe.

Im Obersee fand nach 1978 ebenfalls eine Ausbreitung statt. Hier bildeten 1993 die Fussacher Bucht und der Bereich zwischen Rheinspitz und Rohrspitz Verbreitungszentren. Außerhalb der Fussacher Bucht und des westlich benachbarten Gebietes trat sie 1993 nur vereinzelt auf.

Neuere Fundmeldungen belegen eine weitere Ausbreitung. So wurde die Art in der Vegetationsperiode 2004 in der oberen Güll nördlich der Insel Mainau angetroffen.

Hinsichtlich ihrer Nährstoffansprüche ist *N. obtusa* sehr tolerant und wird durch eine begrenzte Eutrophierung sogar gefördert (KRAUSE 1985). Die von PIETSCH (1982) angegebenen sehr engen Toleranzbereiche nährstoffarmer Verhältnisse können von mehreren Autoren nicht bestätigt werden (LANG 1981, MELZER et al. 1986, MELZER 1988). Die Unempfindlichkeit gegenüber Eutrophierungserscheinungen stellt nach KRAUSE (1985) auch die Grundlage für das in einigen Gewässern beobachtete neuartige Ausbreitungsverhalten aus ihrer angestammten Wuchszone tieferer Litoralschnitte in eutrophierte Flachwasserbereiche dar. Die Ausbreitung erfolgt dabei vegetativ; Oogonien werden nur äußerst selten beobachtet. Stellt man die am Bodensee dokumentierte Verbreitungsentwicklung von *N. obtusa* der Entwicklung der Phosphor-Konzentrationen im Untersuchungszeitraum gegenüber, so wird deutlich, dass die Art hierfür keinen indikatorischen Wert innerhalb des erfassten Konzentrationsbereiches besitzt. Auch in sehr nährstoffarmen Gewässern scheint sie sich nach PIETSCH (1982) durchaus zuhause zu fühlen, so dass ein Indikatorwert hinsichtlich der trophischen Situation eines Gewässers nicht erwartet werden kann. Trotzdem

wird sie von MELZER & SCHNEIDER (2001) zur Trophieindikation verwendet und in die Gruppe 2,5 gestellt.

q. *Tolypella glomerata* (Desv.) Leonh.

In der Literatur finden sich Angaben von *Tolypella spec.* für den Untersee nur von BAUMANN (1911). Er gibt gleich 8 Fundorte an: vier Orte von Ermatingen bis Steckborn, bei der Insel Langenrain (hier von Prof. Ernst als *Tolypella nidifica* bestimmt), bei Hornstaad (in 8 Meter Tiefe), Moos (bis 1 m Länge) und am Nordufer der Reichenau. BAUMANN schien mit der Bestimmung Probleme gehabt zu haben, weshalb er sich selbst keine Artzuordnung zutraute. Die Zuordnung von ERNST zu der Brack- und Salzwasserart *T. nidifica* war sicherlich falsch; sie ist in Deutschland nur an der Ostseeküste vorhanden (KRAUSE 1997). Weitere Angaben für den Untersee fehlen. SCHRÖTER & KIRCHNER (1902) geben *Tolypella glomerata* für den Seerhein beim Paradies (Konstanz) an. Vom Obersee existiert nur die Angabe von GEISBÜHLER (1938): Luxburger Bucht (Obersee) am Oberrand der Halde, zwischen 4-7 m Wassertiefe. Nach BAUMANN (1911) beschäftigte sich vor allem LANG (1967, 1973, 1981) über mehrere Jahrzehnte intensiv mit der Wasservegetation des Bodensees. Jedoch finden sich bei ihm keine Angaben über Funde der Art. Allerdings erstreckten sich seine Untersuchungen über die Periode vom Beginn bis zum Höhepunkt der starken Eutrophierung des Bodensees, in der die Wuchsbedingungen den Ansprüchen von *T. glomerata* nicht entsprachen.

Im Sommer 2001 wurde *Tolypella glomerata* mehrfach in einem dichten Bestand von *C. contraria* im Ermatinger Becken wiederentdeckt, dem östlichsten Teil des Bodensee-Untersees. Der Wuchsort lag in einer Wassertiefe von 2-3 m bei einem aktuellen Wasserstand von 1,10 m über dem langjährigen Mittel (Pegel Konstanz am Tag des Fundes: 447 cm). Eine neuere Fundmeldung liegt von M. Dienst vom Sommer 2004 im Strandbad Triboltingen vor (Abb. 3).

T. glomerata bevorzugt eher Grundwassereinfluss, etwa in Baggerseen, oder Ansammlungen von frischen Niederschlagswasser (KRAUSE 1997). So ist das aktuelle Vorkommen im Untersee eher ungewöhnlich, jedoch sicher ein Indiz für die Besserung der Wasserqualität des Bodensees in den letzten 15 Jahren. Diese wurde bereits durch die seeumfassende Kartierung von 1993 (SCHMIEDER 1998) dokumentiert, wobei *T. glomerata* im Rahmen dieser Untersuchung nicht gefunden wurde. So kann davon ausgegangen werden, dass die stetige Reduktion der Phosphorbelastung nach 1993 wiederum Veränderungen innerhalb der submersen Vegetation bewirkten.



Abb. 3 *Tolypella glomerata*, Fundort: Triboltingen Juli 2004 (Foto M. Dienst)

5 Diskussion

Die Characeen haben im Bodensee in den letzten Jahren eine Renaissance erlebt, nachdem sie im Zeitabschnitt der höchsten Trophie Ende der 1970er Jahre fast verschwunden waren. Die Absenkung der Phosphoreinträge auf das Niveau zu Beginn des 20sten Jahrhunderts trug dabei entscheidend zur Verbesserung der Lebensbedingungen der Characeen bei. Von den zu Beginn des 20sten Jahrhundert nachgewiesenen 17 Arten sind allerdings erst 8 wieder im Bodensee heimisch. Die vielen Varianten der aktuell beschriebenen Arten könnten bei genauerer Untersuchung jedoch durchaus weitere Arten beinhalten. Eine genauere Untersuchung wäre daher wünschenswert.

Auffallend ist aber, dass sich die Bestandsregeneration vor allem auf die *Chara*-Arten beschränkt, während bislang kein Wiederfund der ehemals vorhandenen *Nitella*-Arten gelang, obwohl zum Teil keimfähige Diasporen nachgewiesen wurden (KOBLE 1996).

Auch hierüber wären genauere Untersuchungen wünschenswert. Die Schwerpunkte der *Nitella*-Vorkommen lagen meist in den flachsten Bereichen der Litoralzone, die einem zunehmend stärkeren anthropogenen Nutzungsdruck ausgesetzt sind (SCHMIEDER 2004, OSTENDORP 2004). Selbst gut gemeinte Uferrenaturierungen, wie sie in den letzten Jahren vielfach durchgeführt wurden, sind in der Regel mit Auf-

schüttungen verbunden, die sowohl den ursprünglichen Lebensraum als auch die Diasporenbank im Sediment versiegeln. Häufig werden dabei aus Gründen der Sicherung der Uferstabilität standortsfremde Substrate geschaffen, die eine Neubesiedlung zusätzlich erschweren.

Die Bestandsregeneration der Characeen seit den 1980er Jahren erfolgte vermutlich aus der Diasporenbank im Sediment, welche für manche Arten hohe Dichten aufweist (KOBEL 1996). Characeen sind für die langandauernde Keimfähigkeit ihrer Oosporen bekannt, welche den Zeitraum der trophiebedingten Verschlechterung der Wuchsbedingungen im Bodensee von wenigen Jahrzehnten weit übersteigt (KRAUSE 1997). Viele Diasporen der *Nitella*-Arten sind jedoch im Haldenbereich in 8 m Tiefe oder in größeren Sedimenttiefen akkumuliert, wo entsprechende Keimbedingungen fehlen. Sedimentumlagerungen durch die im Flachwasser bevorzugt vor Anker gehenden Freizeitboote könnten keimfähige Diasporen an die Sedimentoberfläche befördern. Allerdings sind sie hier einer starken Konkurrenz durch *Chara contraria* und *Chara globularis* ausgesetzt, die eine Bestandsbildung verhindern könnte.

Neben der Trophie-Entwicklung haben jedoch auch Wasserstandsschwankungen vermutlich einen Einfluss auf die Bestandsdynamik der Characeen. Bei Monitoring-Untersuchungen im Rahmen des Projektes EFPLUS (SCHMIEDER et al. 2004a) fiel auf, dass im Jahr 2000 direkt nach dem Extremhochwasser von 1999 die Characeen am Westufer der Insel Reichenau deutlich geringere Flächen besiedelten als in den Jahren danach. Auch die bei der seeumfassenden Kartierung der submersen Makrophytenvegetation des Bodensees 1967 verwendeten Luftbilder (LANG 1973) zeigen über weite Uferstrecken vegetationsfreie Flächen, die mit dem Extremhochwasser von 1965 in Zusammenhang stehen könnten.

Die Characeen des Bodensees bilden eine wichtige Nahrungsgrundlage für winterrastende Wasservögel. Vor allem die Bestandsdichten von Bläßrallen (*Fulica atra*) und Kolbenenten (*Netta rufina*) profitierten von der Wiederausbreitung der Characeenbestände (SCHMIEDER et al. 2004b). Dabei werden die Bestände bis in ca. 2 m Wassertiefe abgeweidet. In tieferen Bereichen wurden im Winter 2001/2002 überwinternde Characeenbestände beobachtet. Auch BAUMANN (1911) beobachtete überwinternde Bestände und beschreibt auch die Nutzung der Characeen als Nahrungsquelle durch *Fulica atra*.

Die Wiederfunde verschollener Arten in den letzten Jahren waren meist Zufallsfunde im Rahmen anderer Arbeiten, die sich kaum über längere Uferbereiche erstreckten. Systematische Nachforschungen an historischen Fundorten könnten aber auch hier Überraschungen bringen.

Literatur

- BACKHAUS, D. & W. KRAUSE (1975): Beiträge zu einer Algenflora des Taubergießengebietes. In: Landesstelle für Naturschutz und Landschaftspflege Baden-Württemberg (ED.), Das Taubergießengebiet - eine Rheinauenlandschaft. Die Natur- und Landschaftsschutzgebiete Baden-Württembergs 7: 177-179.
- BAUMANN, E. (1911): Die Vegetation des Untersees (Bodensee). Arch. Hydrobiol., Suppl. 1: 469 S., Stuttgart.
- CORILLION, R. (1972): Les Charophycees de France et d'Europe Occidentale. 2. Aufl., Otto Koeltz Verlag, Königstein-Taunus.
- GEIßBÜHLER, J. (1938): Beiträge zur Kenntnis der Uferbiozönosen des Bodensees. Mitt. Thurg. Naturf. Ges. 31: 3-38.

- KOBL, U. (1996): Die submerse Vegetation zweier Transekte des Bodensee-Untersees unter besonderer Berücksichtigung der Diasporen-Bank. Dipl. Arb. Universität Freiburg: 121 S.
- KONOLD, W. (1987): Oberschwäbische Weiher und Seen, Teil II Vegetation, Limnologie, Naturschutz. Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Bad.-Württ. 52 (2): 201-634.
- KRAUSE, W. (1969): Zur Characeenvegetation der Oberrheinebene. - Arch. Hydrobiol./Suppl. 35: 202-253.
- KRAUSE, W. (1981): Die Sigma-Assoziation als Kriterium der Abgrenzung von Characeen-Gesellschaften. Berichte der Internationalen Symposien der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde: Syntaxonomie (Rinteln 31.3.-3.4.1980), J. Cramer Verlag.
- KRAUSE, W. (1985): Über die Standortansprüche und das Ausbreitungsverhalten der Stern-Armeleuchteralge *Nitellopsis obtusa* (Desvaux) J. Groves. *Carolinea* 42: 31-42.
- KRAUSE, W. (1997): Charales (Charophyceae).- Süßwasserflora von Mitteleuropa Bd. 18: 202 S.
- LANG, G. (1967): Die Ufervegetation des westlichen Bodensees. Arch. Hydrobiol. Suppl. 32 (4): 437-574.
- LANG, G. (1973): Die Makrophyten in der Uferzone des Bodensees unter besonderer Berücksichtigung ihres Zeigerwertes für den Gütezustand.- Ber. Internat. Gewässerschutzkommission Bodensee, 12: 67 S.
- LANG, G. (1981): Die submersen Makrophyten des Bodensees – 1978 im Vergleich mit 1967.- Ber. Int. Gewässerschutzkomm. Bodensee 26: 64 S.
- MELZER, A., R. HARLACHER, K. HELD, R. SIRCH & S. VOGT (1986): Die Makrophytenvegetation des Chiemsees. Informationsberichte Bayer. Landesamt f. Wasserwirtschaft 4: 210 S.
- MELZER, A. (1988): Die Gewässerbeurteilung bayerischer Seen mit Hilfe makrophytischer Wasserpflanzen. Hohenheimer Arbeiten, Gefährdung und Schutz von Gewässern: 105-116.
- MELZER, A. & S. SCHNEIDER (2001): Submerse Makrophyten als Indikatoren der Nährstoffbelastung von Seen. In: C. STEINBERG, H. KLAPPER (ed.): Handbuch Angewandte Limnologie VIII-1.21: 3-13. Ecomed Verlag.
- MOORE, J. A. (1986): Charophytes of Great Britain and Ireland. BSBI Handbook No 5, 141 S.
- OSTENDORP, W. (2004): Was haben wir aus dem Bodenseeufer gemacht? - Versuch einer Bilanz. - Schr. Ver. Gesch. Bodensee 122: 181-251.
- PIETSCH, W. (1982): Makrophytische Indikatoren für die ökochemische Beschaffenheit der Gewässer. In: Ausgewählte Methoden der Wasseruntersuchung Band II Biologische, mikrobiologische und toxikologische Methoden, VEB Gustav Fischer Verlag: 67-88 (Jena).
- SCHMIEDER, K. (1991): Veränderungen der submersen Makrophytenvegetation des Bodensee-Untersees als Spiegelbild der trophischen Entwicklung. Bericht Institut für Seenforschung Langenargen, unveröff. 155 S.
- SCHMIEDER, K. (1998): Submerse Makrophyten der Litoralzone des Bodensees 1993 im Vergleich mit 1978 und 1967.- IGKB-Bericht Nr. 46, 171 S.
- SCHMIEDER, K. (2004): European Lakeshores in Danger – Concepts for a sustainable development. *Limnologica*, 34: 3-14.
- SCHMIEDER, K., WOITHON, A. & HEEGE, T. (2004a): Monitoring der submersen makrophytenvegetation des Bodensee Untersees. In Präp.
- SCHMIEDER, K., WERNER, S. & BAUER, H.-G. (2004b): Submersed macrophytes as a food source for wintering waterbirds at Lake Constance. Subm. Aquat. Bot.
- SCHRÖTER, C. & O. KIRCHNER (1902): Die Vegetation des Bodensees.- Schr. Ver. Gesch. Bodensee 31: 1-86 (Beilagen), Konstanz.
- SZIJJ, J. (1965): Ökologische Untersuchungen an Entenvögeln (Anatidae) des Ermatinger Beckens (Bodensee). *Die Vogelwarte* 23 (1): 24-71.
- VAHLE H.-C. (1990): Armeleuchteralgen (Characeae) in Niedersachsen und Bremen. Informationsdienst Naturschutz Niedersachsen 5/90: 86-130.

Autor:

Klaus SCHMIEDER
 Institut für Landschafts- und Pflanzenökologie (320)
 Universität Hohenheim, 70593 Stuttgart
 E-mail: schmied@uni-hohenheim.de

Manuskripteingang: 06.10.2004; angenommen: 20.10.2004