

Anne Lewerentz und Juliano Sarmiento Cabral

Wasserpflanzen in Bayern

Der Blick auf den See verrät nicht, was unter der Oberfläche passiert

Die Vielfalt von Wasserpflanzen bleibt auch in Bayern, wo Seen stark die Landschaft prägen, meistens unter der Wasseroberfläche verborgen. Doch wie viele verschiedene untergetauchte (submerse) und über die Oberfläche ragende (emerse) Wasserpflanzenarten kommen in bayerischen Seen vor? Welche Arten sind am verbreitetsten, welche am häufigsten? Und wie erklärt sich diese Verteilung der Artenvielfalt? Wir analysieren vom Bayerischen Landesamt für Umwelt erhobene Daten zu ihrem Vorkommen und chemisch-physikalische Messungen. Mit Karten zeigen wir die Verteilung der Artenvielfalt auf und Arthäufigkeiten werden dargestellt. Einflussfaktoren werden mit *Generalized Additive Models* (GAM) analysiert. In den 41 untersuchten Seen kommen 71 submerse und 34 emerse Arten vor. Je See gibt es zwischen 1 und 38 Arten. Am verbreitetsten ist als emerse Art Schilfrohr (*Phragmites australis*), als submerse Art die Gegensätzliche Armleuchteralge (*Chara contraria*). Die Verteilung der submersen Artanzahlen wird durch die Größe des Sees sowie den P-Gehalt erklärt, der emersen Arten von Chlorid-, SiO_2^- , NO_3^- , NH_4^+ , O_2 -Gehalt und Leitfähigkeit. Da sich diese Umweltfaktoren durch Klima- und Landnutzungswandel ändern, entwickeln wir mit Hilfe der Ergebnisse Szenarien, um mögliche Auswirkungen abzuschätzen. Diese Szenarien werden wir im weiteren Projektverlauf mit Hilfe eines Modells testen.

Schlagwörter: **Artenvielfalt, Makrophyten, präalpine Seen, Klimawandel, Landnutzungswandel**

1 Einleitung

Bayerns Landschaft wird geprägt von Seen. Sie beherbergen einen Teil der heimischen Artenvielfalt, der, da er überwiegend unter der Wasseroberfläche verborgen ist, oft wenig öffentliche Beachtung findet. Wasserpflanzen, auch Makrophyten genannt, sind dabei ein wesentlicher Bestandteil. Sie stabilisieren das Sediment am Grund, tragen zum Nährstoffkreislauf und zur Primärproduktion in Seen bei und bieten Nahrungsgrundlage und Habitat für viele Tiere im See (JEPPESEN et al. 2012). Gleichzeitig sind Wasserpflanzen bedroht: Landnutzungswandel in den Einzugsgebieten, Änderungen im Gewässerregime, Klimawandel, anthropogene Eutrophierung und invasive Arten verändern die Seen und damit den Lebensraum der Pflanzen (HOSSAIN et al. 2017).

Wasserpflanzen können in *submerse* (untergetauchte) und *emerse* (über die Wasseroberfläche ragende) Arten unterschieden werden: Submerse Arten assimilieren ausschließlich unter Wasser und können wurzelnd oder freischwebend sein. Emerse Arten sind alle Pflanzen, die auch über Wasser assimilieren, das heißt Uferpflanzen, wie die gewöhnliche Teichbinse. Im Folgenden werden jedoch auch alle an der Oberfläche freischwimmenden Arten, Schwimmblattpflanzen und emerse Sumpfpflanzen darunter gezählt (Abbildung 1). Für Bayern, das eines der

Seen-reichsten Bundesländer Deutschlands ist, existiert – nach aktuellem Forschungsstand – keinerlei Überblick, wo die meisten emersen und submersen Wasserpflanzen vorkommen und welches die verbreitetsten und seltensten Arten sind.

Artverbreitung steht mit einer Vielzahl an geographischen Faktoren und ökologischen Gradienten in Verbindung. Die Arten-Areal-Beziehung beschreibt, dass auf größeren Flächen mehr Arten vorkommen, da auf größeren Flächen auch die Diversität von Habitaten größer ist (CONNOR/MCCOY 1979). Weiterer Einflussfaktor ist die Gewässerqualität, die neben der Nährstoffverfügbarkeit auch die Lichtverfügbarkeit von submersen Arten beeinflusst (BORNETTE/PUJALON 2011). Die Literatur liefert widersprüchliche Ergebnisse bzgl. der Haupteinflussfaktoren auf die Artenvielfalt von Makrophyten für unterschiedliche Regionen. Für einen Datensatz über 454 Seen in Minnesota, USA, hat ALAHUHTA (2015) beispielsweise pH-Wert und Phosphorgehalt als größte Einflussfaktoren auf den Artenreichtum von submersen wie emersen Arten ausgemacht. Hingegen zeigt eine Studie von HINDEN et al. (2005) für alpine Kleingewässer die größten Zusammenhänge mit Geländehöhe und pH-Wert, jedoch keinerlei Korrelationen für die Gewässerfläche oder Tiefe. Da gerade in Ökosystemen der Süßgewässer der genaue Kontext besonders wichtig zu sein scheint bleibt es unklar, welche Umweltgradienten die Artenvielfalt in den bayerischen Seen prägen. Diese zu

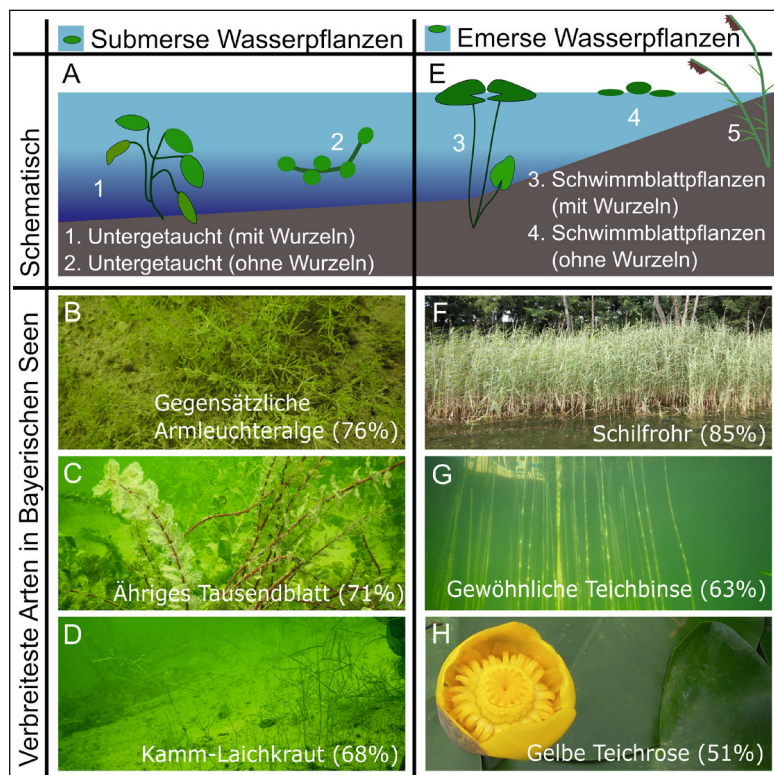


Abb. 1: Unterscheidung in submerse (A) und emerse Wasserpflanzen (E). Submerse Wasserpflanzen bezeichnen komplett untergetauchte Arten (1) mit Wurzeln oder (2) ohne Wurzeln. Als emerse Wasserpflanzen werden im Folgenden bezeichnet (5) echte emerse Arten, (4) freischwimmende Arten und (3) Arten mit Schwimmblättern. Beispielhaft sind Fotos der jeweils verbreitetsten submersen (B-D) und emersen Arten (F-H) dargestellt. In Klammern ist jeweils der Anteil an den betrachteten Seen gegeben, in denen die Art vorkommt. Die jeweiligen entsprechenden wissenschaftlichen Artnamen sind: *Chara contraria* (B), *Myriophyllum spicatum* (C), *Potamogeton pectinatus* (D), *Phragmites australis* (F), *Schoenoplectus lacustris* (G), *Nuphar lutea* (H). (Fotos: Limnologische Station Iffeldorf, TU München)

kennen ist jedoch unabdingbar, um Hypothesen für mögliche Zukunftsszenarios entwickeln zu können.

Um einen grundlegenden Überblick über die Artenvielfalt der Makrophyten an bayerischen Seen zu gewinnen stellen wir folgende Fragen:

- Wie viele Wasserpflanzenarten gibt es aktuell in den großen Seen Bayerns? Wie viele sind dabei emerse und submerse Arten?
- Was sind die verbreitetsten/abundantesten (häufigsten) Arten von submersen/emersen Arten?
- Welche geographischen und chemisch-physikalischen Faktoren beeinflussen die Anzahl an Arten in Bayern?

Aus den Ergebnissen entwickeln wir anschließend Hypothesen für die Entwicklung der Artenvielfalt von Wasserpflanzen unter Klima- und Landnutzungswandel in Bayern.

2 Methoden

Die Studie beruht auf den Erhebungen des Bayerischen Landesamtes für Umwelt (<https://www.gkd.bayern.de/>) zur Gewässerüberwachung im Rahmen der europäischen Wasserrahmenrichtlinie (WRRL). Seen werden dabei ab einer Mindestgröße von 50 ha erfasst. Dafür werden neben chemisch-physikalischen Grundparametern auch verschiedene Organismengruppen als Indikatoren für den Gewässerzustand untersucht.

2.1 Abiotische Daten

Aus den monatlichen chemisch-physikalischen Messungen – meist an der tiefsten Stelle des Sees durchgeführt – wurden Jahresmittelwerte für die Oberflächenmessungen berechnet, wenn in mindestens acht Monaten Messungen vorlagen. Betrachtete Parameter waren dabei Nitratgehalt (NO_3^-), Siliziumdioxid (SiO_2), Gesamtphosphorgehalt (P), der gelöste Sauerstoffgehalt (O_2), Ammoniumgehalt (NH_4^+), pH-Wert (pH), Wassertemperatur (Temp), Leitfähigkeit (LF), Gesamtnitratgehalt (N), Chlorid und Sichttiefe. Als weitere Einflussfaktoren wurden die Gewässerfläche (Fläche), die Geländehöhe des Pegelnullpunktes (Geländehöhe), sowie die maximale Tiefe des Sees (Tiefe) betrachtet.

2.2 Biotische Daten

Eine der erfassten Organismengruppe sind Makrophyten, die nach einem standardisierten Verfahren (SCHAUMBURG et al. 2015) kartiert werden. Pro See werden mehrere repräsentative Transekte kartiert, wobei innerhalb jeder Tiefenstufe (0-1m, 1-2m, 2-4m, >4m) die Häufigkeit aller vorkommenden Arten mit Hilfe der fünfstufigen Skala von KOHLER (1978) geschätzt werden. Für jeden See wurde aus jeder Kartierung die Gesamtanzahl an Makrophytenarten, sowie die Anzahl an submersen und emersen Makrophytenarten ermittelt. Wenn von einer Art zwei Wuchsformen vorlagen, wurden sie getrennt betrachtet. Pflanzenfunde, die nicht bis auf die genaue Art bestimmt sind, haben wir ausgeschlossen. Für alle weiteren Analysen wurde je See die jüngste Makrophytenkartierung ermittelt, zu der ein im selben Jahr erhobener physikalisch-chemischer Datensatz vorlag. Ein Überblick über die Biodiversitätsmaße und Umweltvariablen ist in Tabelle 1 zusammengefasst.

2.3 Datenanalyse

Um die Frage nach der Artenvielfalt von Makrophyten in Bayern zu beantworten, wurde eine Karte zur Artanzahl der submersen und emersen Arten je See erstellt. Die gesamte Datenanalyse wurde in R, Version 3.5.3, mit Hilfe der *tidyverse* Umgebung (WICKHAM 2017) durchgeführt. Um die Artverbreitungen zu untersuchen wurden das Vorkommen (Anzahl der Seen, in der eine Art präsent ist) und die Abundanzen (Häufigkeiten) betrachtet. Als Abundanzen wurden die nach KOHLER (1978) kartierten Häufigkeiten entsprechend MELZER (1988) in Quantitäten umgerechnet. Diese wurden je Transekt aufsummiert und anschließend je See gemittelt. Daraus wurden jeweils Rang-Vorkommen- und Rang-Abundanz-Kurven mit Hilfe des R Packets *BiodiversityR* (KINDT/COE 2005) erstellt. Dazu wird das Vorkommen/die Häufigkeiten der einzelnen Arten gegenüber dem Rang ihres Vorkommens/ihrer Häufigkeit aufgetragen (häufigste Art Rang 1 etc.). Arten, die nur in einem See vorkommen, wurden als Arten geringer Verbreitung eingestuft. Lag die Gesamtabundanz einer Art bei <5 wurde diese hingegen als Arten mit geringer Abundanz angesehen. Zur Identifizierung der Einflussfaktoren auf die submerse und emerse Artenvielfalt wurde ein Generalized Additive Model (GAM) aus dem *mgcv* package (WOOD 2011) in R genutzt. Das GAM wurde gewählt, um auch nicht-lineare Effekte aufzeigen zu

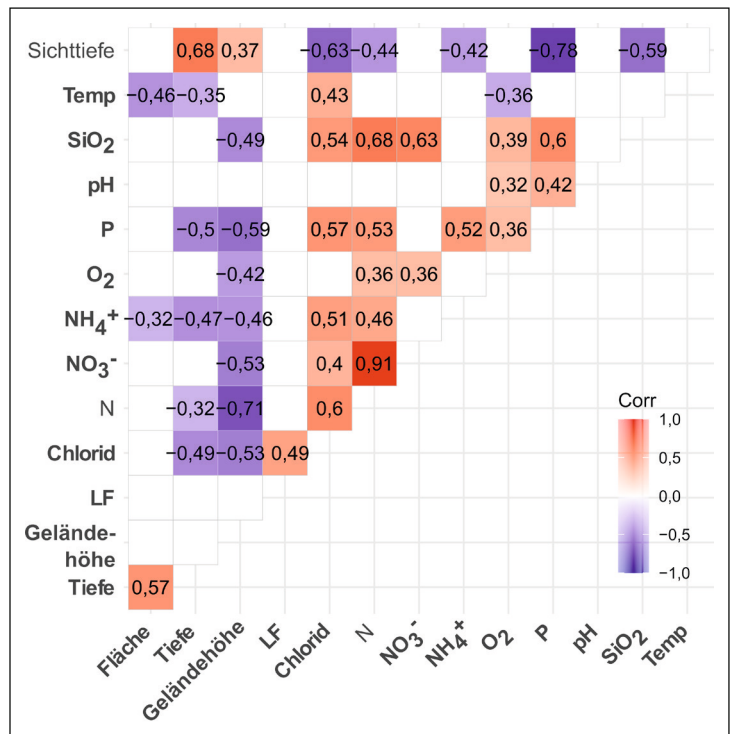


Abb. 2: Korrelationen zwischen den logarithmierten betrachteten Umweltvariablen. Nur signifikante Korrelationen inklusive Korrelationskoeffizient werden abgebildet. Sichttiefe und N (nicht fett markiert) sind wegen ihres Wertes > 0.7 von der GAM-Analyse ausgeschlossen worden. Die Variablen des vollen Modells sind fett abgedruckt (siehe Tabelle 1 für Abkürzungen).

Tab. 1: Median, Mittelwert, Minimal- und Maximalwert der Biodiversitätsmaße und der geographischen und physikalisch-chemischen Variablen in den 41 untersuchten Seen.

	Name	Kurzname	Einheit	Median	Mittelwert	Minimalwert	Maximalwert
Biodiversitätsmaß	Artanzahl submerse Pflanzen	Submerse Vielfalt	N	14,00	13,90	1,0	35,0
	Artanzahl emerse Pflanzen	Emerse Vielfalt	N	4,00	4,10	0,0	16,0
Geographische Variablen	Fläche des Gewässers	Fläche	ha	194,00	722,90	55,0	7990,0
	Maximale Tiefe	Tiefe	m	24,70	39,30	3,0	190,0
	Geländehöhe des Pegelnullpunkts	Geländehöhe	m ü NN	588,00	605,00	374,0	885,0
Physikalisch-chemische Variablen	Chlorid	Chlorid	mg/l	7,40	10,00	0,0	43,4
	Leitfähigkeit vor Ort (20 °C)	LF	µS/cm	312,50	312,00	111,2	513,9
	Stickstoffgehalt gesamt	N	mg/l	0,67	1,10	0,2	4,8
	Ammonium	NH ₄ ⁺	mg/l	0,03	0,04	0,0	0,2
	Nitrate	NO ₃ ⁻	mg/l	0,27	0,70	0,0	4,4
	O ₂ gelöst	O ₂	mg/l	10,30	10,10	8,0	11,6
	Phosphor gesamt	P	mg/l	0,01	0,02	0,0	0,1
	pH	pH	-	8,40	8,40	8,1	8,8
	SiO ₂	SiO ₂	mg/l	1,87	2,60	0,0	18,4
	Wassertemperatur	Temp	°C	14,64	14,64	10,8	18,4
Sichttiefe	Sichttiefe	cm	320,00	385,90	83,0	1007,5	

Tab. 2: Anzahl der submersen, emersen Arten und Gesamtanzahl der Arten je See. Lage der Seen siehe Lage der ID in Abbildung 3. Manche Arten können parallel als submerse und emerse Formen vorkommen, weshalb in diesem Fall die Gesamtzahl nicht der Summe aus submersen und emersen Arten entspricht.

ID	See	Jahr	Submerse (N)	Emerse (N)	Gesamt (N)
1	Abtsdorfer See	2017	6	3	8
2	Alpsee	2017	11	2	13
3	Altmühlsee	2017	1	5	6
4	Ammersee	2016	21	6	25
5	Bannwaldsee	2009	15	5	17
6	Barmsee	2015	3	2	5
7	Chiemsee	2016	35	5	38
8	Drachensee	2011	4	3	7
9	Eixendorfer See	2010	1	0	1
10	Großer Alpsee	2017	16	3	17
11	Grosser Ostersee	2017	8	4	11
12	Grüntensee	2017	9	3	12
13	Hartsee	2013	13	8	19
14	Hofstätter See	2008	2	6	8
15	Hopfensee	2016	17	3	19
16	Igelsbachsee	2015	15	16	31
17	Kleiner Brombachsee	2014	10	3	13
18	Kochelsee	2017	19	1	20
19	Königsee	2015	8	0	8
20	Langbürgner See	2005	19	9	27
21	Niedersont_hofner See	2015	21	5	24
22	Obersee	2013	7	0	7
23	Pelhamer See	2016	14	10	22
24	Pilsensee	2012	19	3	20
25	Riegsee	2015	20	6	25
26	Rothsee	2015	18	2	19
27	Rottachsee	2015	15	8	23
28	Schliersee	2015	12	2	14
29	Seehamer See	2017	9	4	13
30	Simssee	2015	16	4	18
31	Staffelsee - Nord	2016	24	4	26
32	Staffelsee - Süd	2016	24	5	27
33	Starnberger See	2017	27	4	30
34	Tachinger See	2012	17	4	18
35	Tegernsee	2017	26	4	27
36	Untreusee	2016	2	4	6
37	Waginger See	2016	13	2	13
38	Walchensee	2014	11	1	11
39	Weißensee	2016	20	4	22
40	Weitsee	2011	10	2	11
41	Wörthsee	2017	13	5	18

können. Alle geographischen und Umweltparameter wurden log-transformiert und in das volle Modell mit einbezogen, wenn sie statistisch unabhängig waren ($r < 0.7$; DORMANN et al. 2013; vgl. Abbildung 2). Korrelationen zwischen den Umweltvariablen wurden mit dem *corrplot package* (WEI/SIMKO 2017) dargestellt. Vom vollen Modell ausgehend selektierten wir manuell das minimale beste Modell, indem schrittweise die Parameter mit den höchsten p-Werten entfernt wurden, bis alle übrigen Parameter signifikant ($p < 0.05$) waren. Der einzelne Beitrag jedes Parameters zum Modell wurde als *drop contribution* (Rückgang der *deviance explained* des Modells bei Ausschluss des jeweiligen Parameters) angegeben.

3 Ergebnisse

Für 41 Seen in Bayern gab es komplette Datensätze, 10 davon sind künstliche Seen und 7 liegen nicht im Alpenvorraum (Abbildung 3). Je See wurde nur die neuste Kartierung betrachtet, trotzdem stammt die älteste Kartierung von 2005 (Langbürgner See), die aktuellsten Kartierungen von 2017.

3.1 Artenvielfalt

Für gesamt Bayern sind in den jeweils letzten Jahren der Kartierung 71 submers und 34 emers vorkommende Arten gefunden worden. Insgesamt waren es 94 verschiedene Makrophytenarten.

Die größte Gesamtzahl (Tabelle 2) an Arten wies der Chiemsee (38) auf, gefolgt von Igelsbachsee (31) und Starnberger See (31), die geringsten Artanzahlen fanden sich im Eixendorfer See (1), Barmsee (5), Altmühlsee und Untreusee (jeweils 6). Mit 35 (von 38) Arten wurden im Chiemsee die größte Anzahl an submersen Makrophyten kartiert, gefolgt vom Starnberger See (27 Arten) und Tegernsee (26 Arten). Mit je einer Spezies waren Eixendorfer See und Altmühlsee am artärmsten. Die höchste Anzahl an emersen Arten hatten Igelsbachsee (16 Arten), Pelhamer See (10 Arten) und Langbürgner See (9 Arten). In drei Seen wurden keine emersen Arten gefunden (Königssee, Obersee, Eixendorfer See).

3.2 Arthäufigkeit

Die verbreitetsten submersen Arten waren die gegensätzliche Armleuchteralge (*Chara contraria*; in 31 Seen $\cong 76\%$ der Seen), Ähriges Tausendblatt (*Myriophyllum spicatum*; in 29 Seen $\cong 71\%$ der Seen) und Kamm-Laichkraut (*Potamogeton pectinatus*; in 28

Seen \cong 68% der Seen) (Abbildung 4). Als verbreitetste emerse Arten wurden Schilfrohr (*Phragmites australis*; in 35 Seen \cong 85%), Gewöhnliche Teichbinse (*Schoenoplectus lacustris*; 20 Seen \cong 49%) und Gelbe Teichrose (*Nuphar lutea*; 20 Seen \cong 49%) verzeichnet. Insgesamt gibt es 8 submerse Arten (11% aller submersen Arten) und 3 emerse Arten (9% aller emersen Arten), die in mindestens der Hälfte aller Seen vorkommen. 23 submerse Arten (32%) und 14 emerse Arten (41%) kommen nur in einem See vor.

Bei den emersen Arten entsprechen die verbreitetsten Arten auch den häufigsten. Bei den submersen Arten sind jedoch mit Mittleres Nixenkraut (*Najas marina* ssp. *intermedia*), Raue Armleuchteralge (*Chara aspera*) und Ähriges Tausendblatt (*Myriophyllum spicatum*) andere Arten zahlreicher. Dabei haben 25% der submersen Arten eine Gesamtabundanz <5 (18 Arten), während dies bei den emersen Arten auf 53% zutrifft (18 Arten).

12 der emersen Arten sind sowohl wenig abundant, als auch wenig verbreitet (Tabelle 2). Dies trifft auch auf 15 der submersen Arten zu.

3.3 Einflussfaktoren

Die Korrelationen der Einflussfaktoren untereinander sind in Abbildung 5 dargestellt. Die Faktoren Sichttiefe und N wurden wegen ihrer hohen Korrelation mit P und $\text{NO}_3\text{-N}$ aus der weiteren Analyse ausgeschlossen.

Das beste minimale Modell des General Additive Models (GAM) zeigt signifikante Zusammenhänge zwischen der Artenvielfalt und den Umweltvariablen auf. Die „Goodness of fit“ liegt für das Modell zur submersen Artenvielfalt bei 75,6%, während das Modell zur emersen Artenvielfalt 69% erreicht (Tabelle 2).

Die Verteilung der submersen Artenvielfalt wird von den Faktoren Gewässerfläche und Phosphorgehalt erklärt (Abbildung 5 A-B). Je größer die Fläche des Sees, desto größer ist die submerse Vielfalt, je höher der Phosphorgehalt, desto geringer ist

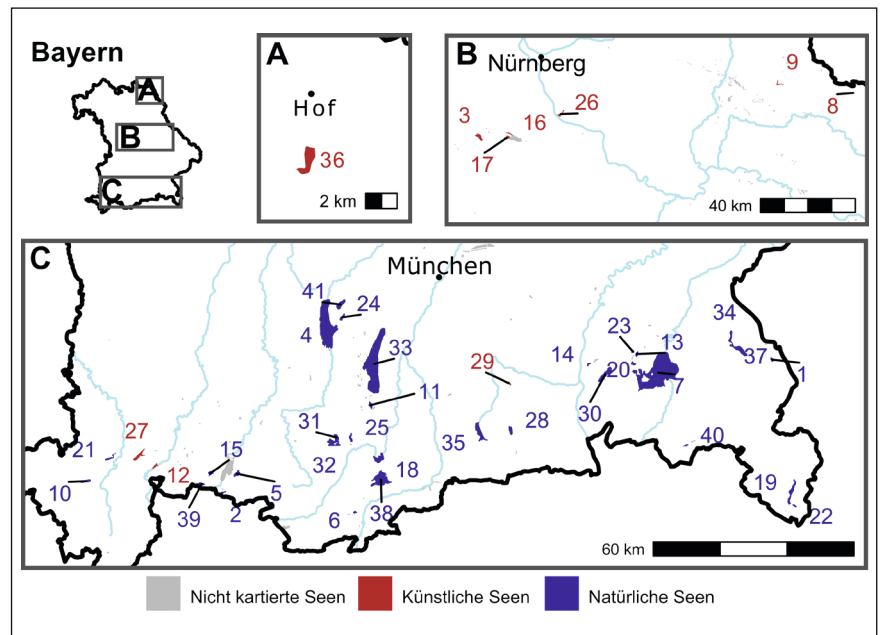


Abb.3: Seen in Bayern mit vorhandenen Daten (rot: künstliche Seen; blau: natürliche Seen) und ohne vorhandene Daten (grau). Die untersuchten Seen liegen innerhalb von Bayern in den Regierungsbezirken Oberfranken (A), Mittelfranken und Oberpfalz (B) und Schwaben und Oberbayern (C). Die jeweilige Beschriftung des Sees zeigt eine ID, die in Tabelle 2 mit weiteren Informationen wiederzufinden ist.

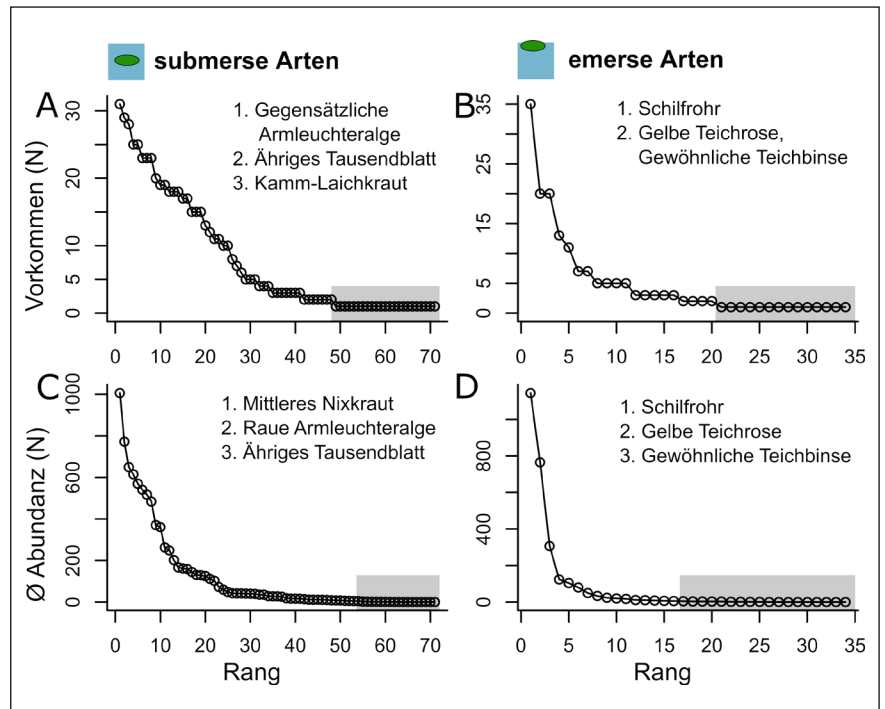


Abb.4: Verteilung des Vorkommens (A,B) und der durchschnittlichen (\bar{x}) Abundanzen (C,D) von submersen (A,C) und emersen Arten (B,D), sortiert entlang der x-Achse nach dem Rang des Vorkommens bzw. der Abundanz. Jeweils sind die Pflanzennamen der häufigsten drei Arten angegeben. Die einzelnen durchschnittlichen Abundanzen wurden je Transekt aufsummiert und anschließend je See gemittelt. Selten vorkommende Arten (in 1 Seen) und mit geringer Abundanz (<10) sind grau unterlegt.

Tab. 3: Seltene Arten, sowohl wenig abundant wie auch wenig verbreitet, aufgeteilt nach emersen und submersen Arten inklusive Bemerkung zur Verbreitung

Wuchsform	Arten, sowohl wenig abundant wie auch wenig verbreitet	Bemerkung
emersen Arten	Glieder-Binse (<i>Juncus articulatus</i>)	Sumpfpflanze
	Echtes Mädesüß (<i>Filipendula ulmaria</i>)	Auwald-/ Feuchtwiesenart
	Fiebertee (<i>Menyanthes trifoliata</i>)	Auwald-/ Feuchtwiesenart
	Sumpf-Vergissmeinnicht (<i>Myosotis scorpioides</i>)	Sumpfpflanze
	Teich-Sc hachtelhalm (<i>Equisetum fluviatile</i>)	
	Sumpf-Helmkraut (<i>Scutellaria galericulata</i>)	Auwald-/ Feuchtwiesenart
	Schmalblättriger Rohrkolben (<i>Typha angustifolia</i>)	Sumpfpflanze
	Gewöhnlicher Froschlöffel (<i>Alisma plantago-aquatica</i>)	Sumpfpflanze
	Wasserschierling (<i>Cicuta virosa</i>)	
	Sumpf-Schachtelhalm (<i>Equisetum palustre</i>)	Auwald-/ Feuchtwiesenart
	Blaugrüne Binse (<i>Juncus inflexus</i>)	Auwald-/ Feuchtwiesenart
	Vielwurzelige Teichlinse (<i>Spirodela polyrhiza</i>)	
	submersen Arten	Feine Armleuchteralge (<i>Chara delicatula</i>)
<i>Potamogeton x salicifolius</i>		
Ufermoos (<i>Leptodictyum riparium</i>)		
Schwimmendes Laichkraut (<i>Potamogeton natans</i>)		
Gliederbinse (<i>Juncus articulatus</i>)		Sumpfpflanze
Gewöhnlicher Froschlöffel (<i>Alisma plantago-aquatica</i>)		Sumpfpflanze
Gewöhnlicher Wasserschlauch (<i>Utricularia vulgaris</i>)		
Ufer-Hahnenfuß (<i>Ranunculus reptans</i>)		
Quell-Gabelzahnmoos (<i>Octodictyon fontanum</i>)		
<i>Potamogeton x cooperi</i>		
<i>Ranunculus x glueckii</i>		
<i>Najas marina</i> ssp. <i>marina</i>		
Weißer Seerosen (<i>Nymphaea alba</i>)		v.a. emerse Art, hier submers vorkommend
Bittersüßer Nachtschatten (<i>Solanum dulcamara</i>)		Auwald-/ Bruchwaldart
Gewöhnliches Pfeilkraut (<i>Sagittaria sagittifolia</i>)		emerse Art, hier submers vorkommend

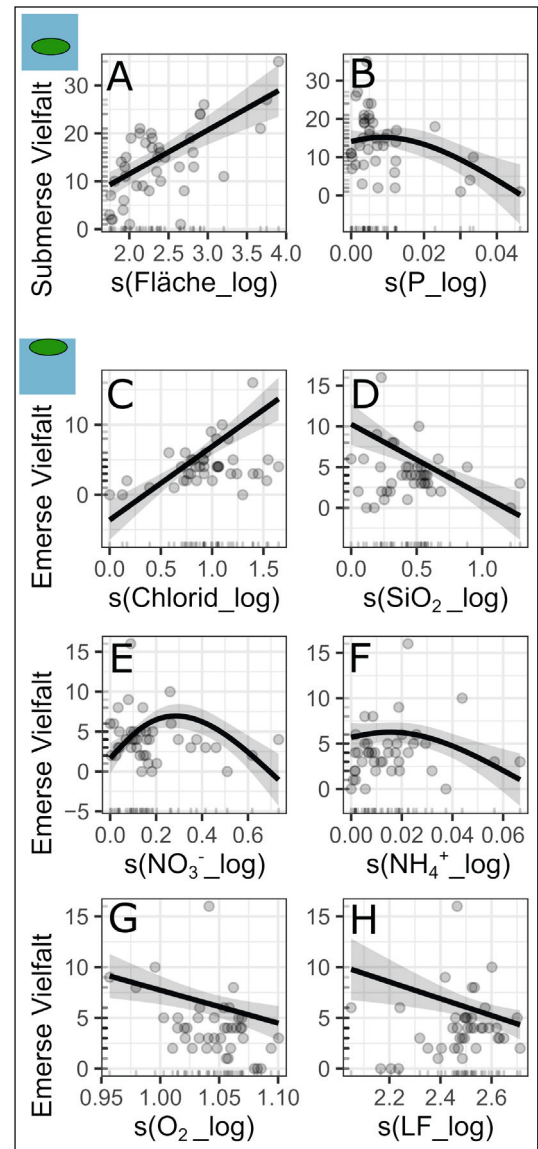


Abb. 5: Signifikante Einflussfaktoren auf die Artenvielfalt in bayerischen Seen für submersen (A-B) und emerse Arten (C-H) als Ergebnis der GAM-Analyse inklusive standard-error Kurven (grau). Die Einflussfaktoren sind log-transformiert. (Siehe Tabelle 1 für Abkürzungen und Einheiten)

die Vielfalt. Auf die emerse Artenvielfalt hat der Chloridgehalt den größten Einfluss, gefolgt von SiO_2 , NO_3^- , NH_4^+ , O_2 und Leitfähigkeit (Tabelle 1). Es zeigen sich auch hier unterschiedliche Einflussrichtungen: Ein erhöhter Chloridgehalt begünstigt die Artenvielfalt, ein erhöhter SiO_2 -Gehalt vermindert diese und ein ansteigender NO_3^- -N-Gehalt zeigt zunächst einen positiven Einfluss, bei höheren Werten jedoch einen negativen.

Tab. 4: Ergebnisse des besten minimalen Modells der GAM-Analyse von Umweltfaktoren und Biodiversitätsmaßen (siehe Tabelle 1 für Abkürzungen und Einheiten). Der relative Beitrag der einzelnen Parameter zum Modell (% drop contribution) ergibt sich aus dem jeweiligen Rückgang der deviance explained, wenn der jeweilige Parameter aus dem Modell entfernt wird. Signifikanz Kennzahlen: * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$

	Submerse Artenvielfalt	Emerse Artenvielfalt
R ² (adj) (%)	70,2	61,5
Deviance explained (%)	75,6	69
Estimate	13,93	4,146
Std. Abweichung	0,82	0,287
Gewählte Variablen (% drop contribution p Wert Signifikanz Kennzahl)	Fläche (57,4 8,36e-07 ***), P (33,3 0,0079 **)	Chlorid (32,7 4,28e-07 ***), SiO ₂ (19,6 0,0001 ***), NO ₃ ⁻ (19,1 0,0007 ***), NH ₄ ⁺ (10,8 0,0147 *) O ₂ (6,8 0,008 **), LF (3,8 0,0095 **)

4 Diskussion

4.1 Makrophyten in Bayern: Vorkommen und Einflussfaktoren

Bayern ist durch die große Anzahl an Seen, eine große Bandbreite an geographischen Gradienten sowie eine hohe Variabilität der chemisch-physikalischen Umweltvariablen ein spannendes Untersuchungsgebiet mit einer großen Vielfalt an Seen. Um die Seen in Zukunft – unter Klima- und Landnutzungswandel – auch im Sinne der Artenvielfalt von Wasserpflanzen nachhaltig zu managen, ist die Kenntnis des Status quo und der regionalen Einflussfaktoren unabdingbar. Das Monitoring der bayerischen Gewässer für die EU-Wasserrahmenrichtlinie bietet einen wertvollen Datensatz zur Untersuchung der Artenvielfalt von Makrophyten.

Insgesamt stellen die Makrophyten mit 94 Arten in den großen Seen Bayerns eine sehr artenreiche Gruppe dar, die selten öffentliche Aufmerksamkeit bekommt. Obwohl sich alle untersuchten natürlichen Seen in Oberbayern und Schwaben befinden, sind mit künstlichen Seen in Mittelfranken, Oberfranken und der Oberpfalz fast alle Regierungsbezirke vertreten (Abbildung 3). Auch unter den künstlichen Seen Mittelfrankens befinden sich artenreiche Gewässer wie der Igelsbachsee (Tabelle 2). Insgesamt wurden mehr submerse als emerse Arten kartiert. Es hatten mehr submerse Arten eine weitere Verbreitung als emerse Arten, von denen es prozentual mehr seltene Arten gab (Abbildung 4). Dabei ist zu beachten, dass ein großer Teil der emersen Arten, die Sumpfpflanzen, am Gewässerufer nur ein Randvorkommen im

Übergangsbereich vom aquatischen zum terrestrischen Ökosystem bilden und neben Seen auch in anderen feuchten Gebieten, wie Mooren, Feuchtwiesen etc. vorkommen können.

Die Verbreitung der beiden Artengruppen wird durch verschiedene Faktoren beeinflusst. Abnehmender Phosphorgehalt und zunehmende Gewässerfläche erklären die Vielfalt von submersen Pflanzen (Abbildung 5). Dies spiegelt zum einen die Arten-Areal-Beziehung wider, zum anderen scheint ein steigender Phosphorgehalt die Artenzahl wegen seiner negativen Auswirkung auf die Lichtverfügbarkeit (siehe negative Korrelation in Abbildung 2) durch erhöhten Phytoplanktonanteil zu reduzieren. Die nicht vorhandene Arten-Areal-Beziehung für emerse Vielfalt könnte dadurch erklärbar sein, dass prinzipiell auch hier durchaus mehr Arten bei größerer Fläche zu erwarten sind, hier jedoch ein gegenteiliger Effekt die Beziehung aufhebt: Es ist anzunehmen, dass emerse Arten in kleineren Seen wegen geringeren Wasserspiegelschwankungen und geringerem Wellenschlag einen Vorteil bieten, der hier der Art-Areal-Beziehung entgegenwirkt. Zudem überlappen sich die Lebensräume von emersen Arten mit terrestrischen Arten, wobei die Artenzahl durch andere Lebensräume beeinflusst wird. Statt einer Art-Areal-Beziehung hat die Konzentration von Chlorid, gefolgt von Silikat und NO₃⁻-Gehalt den größten Einfluss auf die Verbreitung von emersen Arten. Alle drei Faktoren korrelieren positiv miteinander (0,4–0,63) sowie mit den anderen Nährstofffaktoren. Ein erhöhter Chloridgehalt, der zumeist aus Belastungen wie Streusalz oder Kläranlagen stammt, begünstigt scheinbar die emerse Artenvielfalt. Ein erhöhter SiO₂-Gehalt, der

unter anderem von der regionalen Geologie des Einzugsgebietes abhängt, vermindert diese. Und ein ansteigender Nährstoffgehalt (NO_3^- und NH_4^+) zeigt zunächst einen positiven Einfluss, bei höheren Werten jedoch einen negativen, was der *mid domain hypothesis* (COLWELL/LEES 2000) entspricht. Der hohe Einfluss des Chloridgehalts auf die emerse Vielfalt könnte daran liegen, dass möglicherweise ein fehlender Schilfgürtel (*Phragmites australis*) sowohl zu einer höheren emersen Vielfalt führen kann, als auch durch die fehlende Pufferwirkung zu erhöhten Einträgen von chemischen Belastungen in Seen. Die Unterschiedlichkeit der Einflussfaktoren auf submerser und emerse Arten zeigt, dass Untersuchungen der

Artzusammensetzung der Unterwasservegetation nicht durch Untersuchungen der emersen Arten ersetzbar sind: Der Blick auf den See verrät nicht, was unter der Oberfläche ist. Weitere Einflussfaktoren, die möglicherweise die Artenvielfalt beeinflussen und noch zu untersuchen wären, sind beispielsweise Wasserspiegelschwankungen oder die Nutzung und Verbauung von Ufern.

Hiermit ist eine wichtige Charakterisierung der Artenvielfalt in Bayerns großen Seen geschaffen. Zukünftig wäre es wünschenswert diese Untersuchung auch auf Kleingewässer auszuweiten, da sich diese gegenüber Temperaturanstieg anders zu verhalten scheinen (WINSLOW et al. 2015).

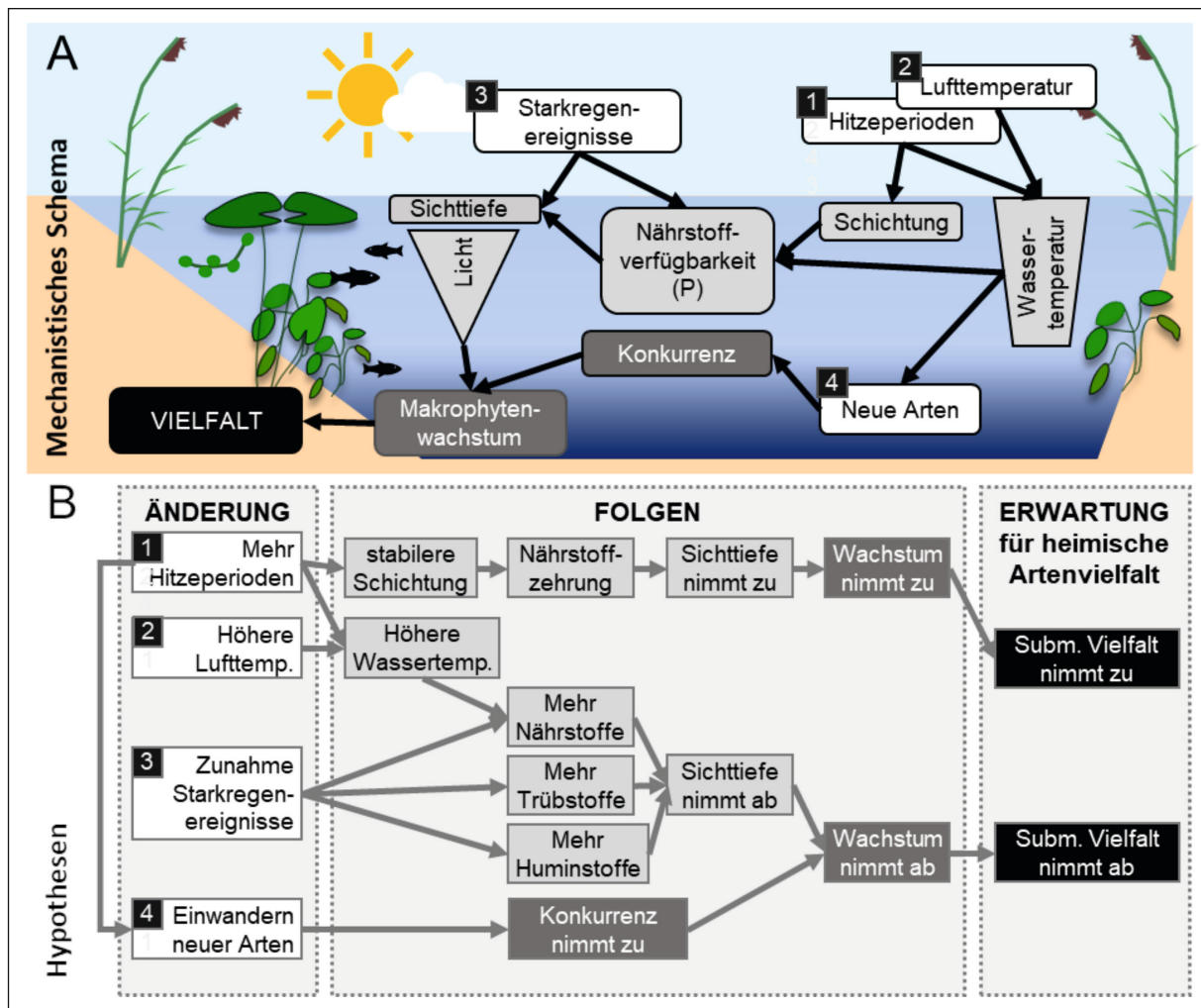


Abb. 6: A: Mechanistisches Schema für die Dynamik der Artenvielfalt von submersen Makrophyten. B: Aufgestellte Hypothesen für submerser Arten, die jeweils aus einer Verkettung von Änderungen, Folgen und Erwartung bestehen: 1 – durch längere Hitzeperioden stabilere Schichtung führt zu erhöhter Sichttiefe; 2 – indirekte erhöhte Nährstoffverfügbarkeit durch angestiegene Wassertemperatur; 3 – vermehrte Starkregenereignisse, die zu einer erhöhten Nährstoffverfügbarkeit führen; 4 – Einwandern neuer Arten. Nummern in A beziehen sich auf die jeweilige Hypothese in B.

4.2 Blick in die Zukunft: Schlussfolgerungen aus den Ergebnissen für Klima- und Landnutzungswandelszenarien

Klimawandel verändert die chemisch-physikalischen Charakteristika von Gewässern, die sich – wie unsere Ergebnisse zeigen – direkt und indirekt auf die Vegetation auswirken: Für Bayern ist ein Anstieg der Oberflächenwassertemperatur bis zum Jahr 2100 um 1,5–2,5°C in großen Seen und 0,8–1,3°C in Alpenseen ist zu erwarten (WERNER/HESSELSCHWERDT 2015). Bisherige Forschungsergebnisse weisen darauf hin, dass die Erwärmung von Seen zu einer geringeren Artenvielfalt insbesondere von submersen Arten führen wird, da das Wachstum von einzelnen Arten begünstigt wird, die in Folge dessen andere Arten auskonkurrieren könnten (HOSSAIN et al. 2017). An Kaltwasser angepasste Arten könnten aussterben, während an warmes Wasser angepasste Arten einwandern könnten. Die Erwärmung von Gewässern kann jedoch indirekt zur Eutrophierung beitragen, wie die Korrelationen zwischen Temperatur und anderen Faktoren zeigen (Abbildung 2), die in unseren Ergebnissen eine wichtige Rolle in Bezug auf die Artenvielfalt spielen (Abbildung 6). Wir können auf unseren Ergebnissen und vorhandener Literatur basierende Hypothesen für zukünftige Artenvielfaltszenarien aufstellen. Beispielsweise fördern Hitzeperioden stabile Schichtungen, die Klarwasserstadien begünstigen (NÖGES et al. 2010) und somit zu einer erhöhten Artenvielfalt führen könnten (*Hypothese 1* – Abbildung 6). Andererseits können durch erhöhte Temperatur entstehende anoxische Bedingungen Nährstoffe aus dem Sediment rückgelöst werden (WERNER/HESSELSCHWERDT 2015), die zu schlechteren Lichtbedingungen durch vermehrtes Phytoplanktonwachstum im Frühjahr führen (NÖGES et al. 2010) (*Hypothese 2* – Abbildung 6).

Außerdem besteht das Risiko, dass bei prognostizierten häufigeren Starkregenereignissen (MÜLLER et al. 2018) vermehrt Nährstoffe aus dem Einzugsgebiet in Gewässer eingetragen werden könnten (*Hypothese 3* – Abbildung 6). Unsere Ergebnisse zeigen, dass sich erhöhte Phosphorwerte negativ auf die Artenvielfalt von submersen Arten auszuwirken. Erhöhte Nitrat- und Ammoniumwerte haben zunächst einen fördernden Effekt auf die Artanzahl von emersen Pflanzen, bei extremeren Werten führen sie hingegen zu einer Artabnahme. Somit ist in Folge unserer Einflussfaktorenanalyse zu erwarten, dass sich durch ansteigende Wassertemperaturen indirekt und durch vermehrte Starkregenereignisse eine geringere Artenvielfalt von submersen Pflanzen und beginnend eine erhöhte Artenvielfalt von emersen Pflanzen entwickelt. Weitere, noch zu untersuchende Einflussfaktoren auf die Artenvielfalt, die sich durch

Klima- und Landnutzungswandel ändern, könnten sein: erhöhte Huminstoff-Konzentrationen, erhöhte CO₂-Konzentration, invasive Arten (*Hypothese 4* – Abbildung 6), extreme Wasserspiegelschwankungen durch Hochwasser und Trockenperioden (HOSSAIN et al. 2017; IGB 2018). Um die entwickelten Hypothesen zu testen (Abbildung 6A), kann man ein mechanistisches Modell nutzen. Das ökophysiologische Modell CHARISMA (VAN NES et al. 2003) wird als Startpunkt dienen, um ein Wasserpflanzenwachstums-Modell zu entwickeln, mit dem unsere Hypothesen (,Folgen‘ und ,Erwartung‘ Abbildung 6 B) getestet werden können.

Danksagung

Wir bedanken uns herzlich bei Dr. Markus Hoffmann für die Bilder und Kommentare. Anja Rammig und Sebastian Rössert danken wir für wertvolle Hinweise. Und nicht zuletzt möchten wir uns für die Förderung durch bayklif und das Bayerische Staatsministerium für Wissenschaft und Kunst bedanken.

Literatur

- ALAHUHTA, J. 2015: Geographic patterns of lake macrophyte communities and species richness at regional scale. In: *Journal of Vegetation Science* 26/3: 564–575.
- BORNETTE, G.; PUJALON, S. 2011: Response of aquatic plants to abiotic factors: a review. In: *Aquatic Sciences* 73/1: 1–14.
- COLWELL, Robert. K.; LEES, D. C. 2000: The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. In: *Trends in Ecology & Evolution* 15/2: 70–76.
- CONNOR, E. F.; MCCOY, E. D. 1979: The Statistics and Biology of the Species-Area Relationship. In: *The American Naturalist* 113/6: 791–833.
- DORMANN, C. F. et al. 2013: Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. In: *Ecography* 36/1: 27–46.
- HINDEN, H., et al. 2005: Alpine pond biodiversity: what are the related environmental variables? In: *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 15/6: 613–624.
- HOSSAIN, K. et al. 2017: Vulnerabilities of macrophytes distribution due to climate change. In: *Theoretical and Applied Climatology* 129/3: 1123–1132.
- IGB. 2018: Lakes under climate change. Diagnosis and prognosis from long-term research. Online: <https://repository.publisso.de/resource/fri:6410415>, (15.04.2020).
- JEPPESEN, E. et al. 2012: Impacts of climate warming on the long-term dynamics of key fish species in 24 European lakes. In: *Hydrobiologia* 694/1: 1–39.
- KINDT, R.; COE, R. 2005: Tree diversity analysis. A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies. Nairobi (Kenya). Online: <http://www.worldagroforestry.org/output/tree-diversity-analysis>.
- KOHLER, A. 1978: Methoden der Kartierung von Flora und Vegetation von Süßwasserbiotopen. In: *Landschaft und Stadt*. Online: <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US201302853412> (14.04.2020).

- MELZER, A. 1988: Der Makrophytenindex – Eine biologische Methode zur Ermittlung der Nährstoffbelastung von Seen. In: Habilitationsschr., Technische Universität München.
- MÜLLER, C. et al. 2018: Starkregen und Sturzfluten – Erfassen, Erforschen, Evaluieren. Beiträge zum Seminar am 6. Juni 2018 an der Technischen Universität München. Online: https://www.fghw.de/download/forumsbeitraege/40.18_Gesamt.pdf (15.04.2020).
- VAN NES, E. H. et al. 2003: Charisma: a spatial explicit simulation model of submerged macrophytes. In: *Ecological Modelling* 159/2: 103–116.
- NÖGES, P. et al. 2010: The Impact of Variations in the Climate on Seasonal Dynamics of Phytoplankton. In: GEORGE, G. (Hg.) (2010): *The Impact of Climate Change on European Lakes*. Dordrecht: 253–274. Online: http://link.springer.com/10.1007/978-90-481-2945-4_14 (20.04.2020).
- ROGORA, M., R. et al. 2015: Recent trends in chloride and sodium concentrations in the deep subalpine lakes (Northern Italy). In: *Environmental Science and Pollution Research* 22/23: 19013–19026.
- SCHAUMBURG, J. et al. 2015: Verfahrensanleitung für die ökologische Bewertung von Seen zur Umsetzung der EG-Wasserrahmenrichtlinie: Makrophyten & Phyto-benthos. In: Länderarbeitsgemeinschaft Wasser LAWA. Projekt-Nr. O 10.10. Online: https://www.lfu.bayern.de/wasser/gewaesserqualitaet_seen/phylib_deutsch/doc/verfahrensanleitung_seen.pdf.
- STMUV. 2015: Klima-Report Bayern 2015 Klimawandel, Auswirkungen, Anpassungs- und Forschungsaktivitäten. Online: <https://www.stmu.v.bayern.de/themen/klimaschutz/forschung/klimareport2015.html>.
- WEI, T.; SIMKO, V. 2017: R package „corrplot“: Visualization of a Correlation Matrix. Online: <https://github.com/taiyun/corrplot>.
- WERNER, S.; J. HESSELSCHWERDT. 2015: KLIWA – Einfluss des Klimawandels auf Seen; Literaturlauswertungsstudie. Online: https://www.kliwa.de/_download/Literaturstudie-Seen-2015.pdf.
- WICKHAM, H. 2017: tidyverse: Easily Install and Load the „Tidyverse“. Online: <https://CRAN.R-project.org/package=tidyverse>.
- WINSLOW, L. A. et al. 2015: Small lakes show muted climate change signal in deepwater temperatures. In: *Geophysical Research Letters* 42/2: 355–361.
- WOOD, S. N. 2011: Fast stable restricted maximum likelihood and marginal likelihood estimation of semiparametric generalized linear models. In: *Journal of the Royal Statistical Society (B)* 73/1: 3–36.

Abstract: Aquatic plants in Bavaria – A top view at the lake does not reveal what happens below the surface

The diversity of aquatic plants remains hidden, also in Bavaria, where lakes shape the landscape. But how many different submersed and emerged aquatic plant species occur in Bavarian lakes? Which species are the most common, which are the most abundant? And how could this distribution of biodiversity be explained? We analyse data from the Bavarian State Office for the Environment on the occurrence of aquatic plants and associated chemical-physical measurements. We use maps to show the distribution of biodiversity. Species frequencies are shown as rank curves. Influencing factors are analysed with GAMs. 71 submersed and 34 emerge species occur in the 41 lakes. There were between 1–38 species per lake. The most widespread is reed (*Phragmites australis*) as an emerged species and *Chara contraria* as a submersed species. The distribution of the submersed species numbers is explained by the size of the lake and the P content, the emerge types by content of chloride, SiO_2^- , NO_3^- , NH_4^+ , O_2 and conductivity. As these environmental factors change due to climate and land use changes, we use the results to develop scenarios to estimate the effects on the diversity of aquatic plants. We will test these scenarios in the further course of the BLIZ project with the help of an eco-physiological growth model.

Keywords: **Biodiversity, macrophytes, prealpine lakes, climate change, land use change**

Autor*innen: Anne Lewerentz, anne.lewerentz@uni-wuerzburg.de, Center for Computational and Theoretical Biology (CCTB), University of Würzburg; Prof. Dr. Juliano Sarmiento Cabral, juliano.sarmiento_cabral@uni-wuerzburg.de, Center for Computational and Theoretical Biology (CCTB), University of Würzburg.