## Sonden-basiertes und genetisches Monitoring von Planktothrix rubescens (Burgunderblutalge) im Zürichsee

Bericht für das Jahr 2022 und Vergleich zu 2019 - 2021

Forschungsarbeit für das AWEL (Amt für Abfall, Wasser, Energie und Luft) Abteilung Gewässerschutz



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

#### Danksagung

Die Autoren bedanken sich bei Dr. Pius Niederhauser (AWEL) für die Unterstützung bei der Erarbeitung dieser Studie. Zudem geht unser Dank an Dr. Oliver Köster (Wasserversorgung Zürich) für die Bereitstellung von Daten. Wir bedanken uns bei Dr. Bieito Fernández Castro und Dr. Alfred Wüest für die Hilfe bei der Auswertung und der Interpretation der Daten für die Jahre 2019 und 2020. Wir danken besonders unseren Kapitänen MSc. Daniel Marty und Ing. Barbara Bassin für die Hilfe bei der Auswertung der Frühjahrsdaten 2022, sowie bei MSc. Carola Hitz und MSc. Sandro Ginesi für die Hilfe bei der Gasvesikel-Analyse von *Planktothrix rubescens*.

Kilchberg, 2.Februar 2023

Adresse der Autoren: Limnologische Station, Institut für Pflanzen- und Mikrobiologie Universität Zürich Seestrasse 187, 8802 Kilchberg, Schweiz e-mail: posch@limnol.uzh.ch & d.knapp@limnol.uzh.ch & martina.schuler@limnol.uzh.ch

Telefon: +41 44 63 49224

#### Datenquellen für den Zürichsee:

- Limnologische Station der Universität Zürich: Messprofile mit YSI-Sonde und bbe-FluoroProbe für die Jahre 2009 2022, Sequenzdaten, Datenauswertung, Datenvergleich, Statistik
- Wasserversorgung Zürich (WVZ): Temperatur, Sauerstoffwerte, Phosphorwerte, Stickstoffwerte und Silikatwerte für die Jahre 2019 2022

1

Foto der Titelseite: 1) Epifluoreszenz-Mikrofotographie von *Planktothrix rubescens* © Fotografie: Thomas Posch

### Sonden-basiertes und genetisches Monitoring von *Planktothrix rubescens* (Burgunderblutalge) im Zürichsee

2

Bericht für das Jahr 2022 und Vergleich zu 2019 - 2021

#### Forschungsarbeit für das AWEL (Amt für Abfall, Wasser, Energie)

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

Faktenblatt Zürichsee 2022	3
1. Methodik	4
1.1 Parameter und Angaben zu Datenquellen	4
1.2 Genotypen von Planktothrix rubescens	5
2. Temperaturverhältnisse 2022 und Langzeitentwicklung	6
2.1 Jahresmittel Luft- und Wassertemperatur	6
2.2 Monatswerte Luft- und Wassertemperatur	7
2.3 Erwärmung des Tiefenwassers	13
2.4 Wetterdaten Mythenquai	14
3. Limnologische Kenngrössen	15
3.1 YSI – Sondendaten und ausgewählte Daten der WVZ	15
3.2 Änderung des Sauerstoff- und Nährstoffbudgets	21
3.3 Vergleich mit Langzeitdaten seit 1973	21
3.4 Secchi-Tiefe	25
4. Primärproduktion von 2019 bis 2022	26
4.1 Gesamtchlorophyll und Planktothrix rubescens	26
4.2 Das mikrobielle Nahrungsnetz im Frühjahr	28
5. Details zu Planktothrix rubescens von 2019 bis 2022	28
5.1 Metalimnion und Licht	28
5.2 Aufstieg ins Epilimnion während Badesaison	32
6. Kumulative Gesamtbiomasse von Planktothrix rubescens	34
6.1 Jährliche Abnahme und Wiederaufbau der Population	34
7. Analyse der Gasvesikel Genotypen und Microcystin-HA Mutanten	36
7.1 Saisonalität der Genotypen	36
8. Hinweis auf eigene Publikationen und zitierte Literatur	40

#### Faktenblatt Zürichsee 2022

- Der Zürichsee startete mit einer grossen Wärmelast des gesamten Wasserköpers in das Jahr 2022 (6.7 °C an der Oberfläche, 5.0°C in 135m Tiefe).
- Die Langzeit-Erwärmung des Sees reicht mittlerweile bis in die grösste Tiefe (135m).
- Die Sauerstoffkonzentrationen im Hypolimnion waren bereits Anfang des Jahres 2022 hoch (z.B.
   >5 mg O<sub>2</sub> L<sup>-1</sup> in 120m, >1 mg O<sub>2</sub> L<sup>-1</sup> in 135m). Die hohe Sauerstoffsättigung wurde durch die äusserst intensive Durchmischung im Jahr 2021 verursacht.
- Die Sauerstoffsättigung des Hypolimnions blieb im Jahresverlauf immer noch hoch, allerdings entwickelte sich gegen Jahresende hin eine anaerobe Zone in der grössten Tiefe (auch erkenntlich an den steigenden Konzentrationen von gelöstem Phosphor über Grund).
- Die hypolimnetischen Orthophosphat-Konzentrationen waren anfangs 2022 jedoch gering, da unter den aeroben Bedingungen im Vorjahr (2021) die Rücklösung aus dem Sediment reduziert war.
- Obwohl es im Jahr 2022 zu einer tiefen Durchmischung (>100m) kam, wurde der Oberflächenwasserkörper daher nur gering mit Phosphor angereichert.
- Die Biomasse des Phytoplanktons im Frühjahr, aber auch im Rest des Jahres war daher wesentlich geringer als im Vorjahr.
- Einziger Profiteur der schwachen Nährstoffanreicherung war wiederum *Planktothrix rubescens*. Anscheinend war die Durchmischung tief genug, sodass *P. rubescens* an den geringen Phosphorpool kommen konnte.
- *P. rubescens* profitierte auch von der sehr frühen Bildung eines sehr stabilen Metalimnions und erreichte dort hohe Biomassen bereits im Sommer.
- Überraschend war das äusserst starke Anwachsen von *P. rubescens* im Herbst, nachdem das Cyanobakterium ins turbulente Epilimnion eingewandert war.
- Basierend auf Metalimnion-Dynamik und Lichtklima, können wir mittlerweile definieren, wann das Risiko besteht, dass *P. rubescens* ins turbulente Epilimnion während der noch laufenden Badesaison aufsteigen wird.
- Die beobachtete starke Erwärmung der gesamten Wassersäule kann in Kombination mit zunehmend starken Winterstürmen zu sehr frühen und sehr intensiven Durchmischungen führen. Dies führte im Zürichsee im Jahr 2021 jedoch zu einem neuen Phänomen: Eine schwache Rücklösung von Nährstoffen in der Tiefe aufgrund der überdurchschnittlich starken Sauerstoffanreicherung. Dadurch standen bei der neuen Durchmischung in 2022 weniger Nährstoffe zu Verfügung.
- Zu erwarten sind daher grosse Unterschiede in der Gesamtproduktion zwischen den Jahren. Wir erwarten aperiodische Wechsel zwischen 'eutrophen' und 'oligotrophen' Jahren für den Zürichsee. Dies wird Vorhersagen über die Gesamtproduktion im Zürichsee in Zukunft erschweren.



TH

ΤH

ΤН

TΗ

ΤH

#### 1. Methodik

Gesamtphosphor (TP)

**Orthophosphat** (PO<sub>4</sub>-P)

Ammonium (NH<sub>4</sub>-N)

Nitrat (NO<sub>3</sub>-N)

Sauerstoff (O<sub>2</sub>)

Partikulärer Phosphor (PP)

#### **1.1 Parameter und Angaben zu Datenquellen**

Standardtiefen Zur Charakterisierung des aktuellen Trophiezustandes reichen die vorliegenden versus WVZ-Monatsdaten der Standard-Probentiefen aus (Tabelle 1). Für eine genaue Messprofile Charakterisierung der saisonalen Dynamik von P. rubescens hat sich gezeigt, dass hochauflösende Messprofile mit in situ Sonden von grossem Vorteil sind (Tabelle 2). Messdaten in 0.5m - 1m Schritten sind die Voraussetzung, um die vertikale Populationsstruktur von P. rubescens zu dokumentieren. Während stabiler thermischer Schichtungsphasen ist das Maximum von P. rubescens im Metalimnion teilweise nur in einer 0.5m - 1m breiten Tiefenschicht ausgebildet.

The set of				
Beprobungen.				
Parameter	Einheit	Zeitraum	Tiefen	Probenstellen
Temperatur	°C	1973-2022	Standardtiefen	TH
Gesamtphosphor (TP)	μg L <sup>-1</sup>	2019-2022	Standardtiefen	TH

1973-2022

2019-2022

2019-2022

2019-2022

1973-2022

Standardtiefen

Standardtiefen

Standardtiefen

Standardtiefen

Standardtiefen

 $\mu g L^{-1}$ 

 $\mu g L^{-1}$ 

μg L<sup>-1</sup>

μg L<sup>-1</sup>

μg L<sup>-1</sup>

mg L<sup>-1</sup>

Tabelle 1: Auflistung ausgewertet	er Daten der Wasserversorgung Zü	rich (WVZ) für den Zürichsee, monatliche
Beprobungen.		

Silikat (SiO <sub>2</sub> )	mg L <sup>-1</sup>	2019-2022	Standardtiefen	TH
Standardtiefen der Probenstelle	e Thalwil (TH):	0, 2.5, 5, 7.5, 10	), 12.5, 15, 20, 30, 40, 60, 80, 2	100, 120, 130, 135m

Tabelle 2: Auflistung hochauflösender Sondendaten der Limnologischen Station für den Zürichsee (Z	<u>'</u> S),
mindestens zweiwöchentliche Beprobungen.	

Parameter	Einheit	Tiefen	Probenstelle	Sonde
Temperatur	°C	0.5 m Schritte (0-120m)	TH	YSI 6600
Sauerstoff (O <sub>2</sub> )	mg L⁻¹	0.5 m Schritte (0-120m)	TH	YSI 6600
Phycoerythrin (Pigment)	RFU	0.5 m Schritte (0-120m)	TH	YSI 6600
PAR (photosynthetisch	µmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>	1 m Schritte (0-25m)	TH	LI-COR
aktive Strahlung, 400-				
700nm)				
Gesamtchlorophyll (Chl-a)	µg L⁻¹	0.5 m Schritte (0-120m)	TH	bbe
und Gruppen-spezifisches				FluoroProbe
Chlorophyll a				

Klima- und Die Lufttemperatur-Daten (Station Zürich / Fluntern, 558 m asl.) wurden vom Wetterdaten Bundesamt für Meteorologie und Klimatologie MeteoSchweiz erhoben (https://www.meteoschweiz.admin.ch). Die meteorologischen Daten wurden an den Online-Wetterstationen der Wasserschutzpolizei Zürich bei Tiefenbrunnen und Mythenquai erhoben (Stadt Zürich, Sicherheitsdepartement / Gewässer). Beprobung Von Februar 2019 bis März 2021 wurden an jedem Beprobungstag neben den Planktothrix Messprofilen auch 11 ausgewählte Tiefenstufen (0, 2.5, 5, 7.5, 10, 12.5, 15, 20, 40, 80, 120m) mit einer 5 Liter Schöpfflasche (Uwitec) beprobt. Von ausgewählten Tiefen wurden, wie im folgenden Kapitel beschrieben, Planktothrix-Einzelfilamente gewonnen. Im November und Dezember 2021, sowie im Januar, März und Mai 2022 wurde anstelle der ausgewählten Tiefenstufen die Wassersäule von 0-20m mit einem integrierenden 5L Wasserschöpfer (HYDRO-BIOS) beprobt.

#### 1.2 Genotypen von Planktothrix rubescens

- Drei GasvesikelBasierend auf den Forschungsergebnissen von Walsby et al. (1998) und Beard et al.Genotypen(1999) ist es möglich, anhand der Gasvesikel codierenden Gene einzuschätzen,<br/>welche Durchmischungstiefe ein Planktothrix Filament ohne Schaden zu nehmen<br/>überstehen kann. Mit der Anwendung eines einzigen Primer-Paares ist es möglich<br/>die drei Gasvesikel (GV) Genotypen in P. rubescens mittels einer PCR zu<br/>unterscheiden.
- Microcystin HADie meisten P. rubescens Genotypen sind zudem in der Lage das Toxin MicrocystinMutanten(MC) zu produzieren (Kurmayer et al. 2016). Mutationen im MC-Gen-Cluster können<br/>jedoch die Toxin Biosynthese verhindern und somit zu nichttoxischen Genotypen<br/>führen (Chen et al. 2016). Die im Zürichsee am häufigsten und über Jahrzehnte<br/>konstant auftretende Toxin-Synthese inhibierende Mutation ist mcyHA (Ostermaier<br/>et al. 2012). Wie die GV-Genotypen lässt sich die Mutation mittels eines spezifischen<br/>Primer-Paares per PCR-Test bestimmen.
- Einzelfilament Die DNA aus einem einzelnen Filament reicht bereits für mehrere PCR Reaktionen Analysen aus, weshalb wir für die Analyse einen Einzelfilament-Ansatz gewählt haben. Zeitaufwändiges Kultivieren und daraus entstehende Artefakte fallen dadurch weg und es können grössere Mengen an Filamenten getestet werden. Zudem lässt sich ein möglicher Zusammenhang zwischen bestimmten GV- und MC-Genotypen untersuchen. Von Februar 2019 bis März 2021 wurden bei jeder Beprobung von Hand 80-100 P. rubescens Einzelfilamente aus zwei Tiefen (Chlorophyll a - Maximum und untere Schicht der Population) individuell mit einer Pipette gepickt, in 5 Tropfen sterilem Wasser gewaschen und schlussendlich in mit Pufferlösung gefüllten Eppendorf-Tubes<sup>®</sup> bei -20 °C aufbewahrt (Abb.1). Für die Beprobungen ab November 2021 wurde im Rahmen der Masterarbeit von Sandro Ginesi eine neue und effizientere Methode zur Isolation von einzelnen Planktothrix-Filamenten entwickelt. Die Filamente werden dafür mit Hilfe eines Durchflusszytometers aus den Wasserproben isoliert. Das Durchflusszytometer erkennt das in Planktothrix enthaltene Pigment Phycoerythrin und sortiert die einzelnen Filamente direkt in mit Pufferlösung gefüllte Eppendorf-Tubes®. Ab November 2021 wurden mit dieser Methode pro Beprobung 500-700 P. rubescens Einzelfilamente isoliert. Bei beiden Isolationsmethoden wird danach die DNA mittels Ultraschall extrahiert und für jedes Filament eine PCR zur Bestimmung der GV-Genotypen und eine für die mcyHA Detektion durchgeführt. Dadurch lässt sich der Prozentsatz der Genotypen zueinander ermitteln. Die aktuellen Ergebnisse beinhalten die GV-Genotypen Analyse von insgesamt 6456 einzelnen Filamenten, wovon 1542 Filamente zusätzlich auf die mcyHA Mutation getestet wurden.



Abbildung 1. Vereinfachte schematische Darstellung der Methodik zur *P. rubescens* Gasvesikel und mcyHA Genotypen Bestimmung basierend auf Einzelfilamenten (Bilder erstellt mit BioRender und adaptiert von Carola Hitz). Arbeitsschritte: Picken von einzelnen Filamenten mittels Glaspipette, Waschen der Filamente in sterilem Wasser, Extraktion der DNA mittels Ultraschalls, Verwendung spezifischer Primer für die PCR.

#### 2. Temperaturverhältnisse 2022 und Langzeitentwicklung

#### 2.1 Jahresmittel Luft- und Wassertemperatur

Messungen seit
 Der Datensatz zur Lufttemperatur in Zürich / Fluntern (558 m asl.) beginnt mit dem Jahr 1864. Für die Analyse der Daten wurden die Jahresmittel und ein 60 Monate umfassender gleitender Mittelwert verwendet (Abb.2A). Unsere Auswertung der Daten bezüglich anhaltender Wärmeperioden (Trends über mehrere Jahre) ergab vier Perioden mit stark positiver Geradensteigung: von 1889-1898 (*r*<sup>2</sup>=0.50), von 1940-1948 (*r*<sup>2</sup>=0.66), von 1955-1960 (*r*<sup>2</sup>=0.48) und ein konstant anhaltender Anstieg von 1970 bis 2022 (*r*<sup>2</sup>= 0.62). Ausgehend von der linearen Regression für die Periode von 1970 bis 2022 ergibt sich eine durchschnittliche Erwärmung von 0.46 °C pro Dekade. Das Jahr 2022 zeigt das höchste Jahresmittel (11.48 °C) seit Beginn der Messungen.

3.0 °C Abweichung im Jahr 2022 Die Abweichung des Jahresmittel vom Mittelwert aller Messjahre (*n=159*) zeigt einen neuen **Rekord-Maximalwert** für das Jahr 2022. Im **Jahr 2022** betrug die Abweichung **2.97 °C** (Abb.2B). Dieser Wert gilt jedoch nur für das Jahresmittel, die Abweichungen für die einzelnen Monate sind in Kapitel 2.2 dargestellt.



Abbildung 2. A) Jahresmittel der Lufttemperatur (schwarze Symbole und Linie) seit Beginn der Aufzeichnung im Jahr 1864 bis inkl. 2022. Basierend auf den Monatsmitteln wurde ein 60-Monate umspannender 'running average' (braune Linie) berechnet. Die vier Perioden mit signifikantem Temperaturanstieg sind als Regressionsgeraden gezeigt (rote Geraden). B) Abweichung der Jahresmittel der Lufttemperatur vom Mittelwert aller Messjahre. Kältere Jahre als der Durchschnitt werden als blaue Balken, wärmere Jahre als rote Balken angegeben. Rohdaten: MeteoSchweiz.



Die Temperaturen in der oberflächlichen Wassersäule (0-20m) folgen prinzipiell dem Trend der Lufttemperaturen (Abb.3). Das Jahr 2022 stellt sowohl für die mittlere Luft- wie Wassertemperatur einen Maximalwert dar.



Abbildung 3. Zusammenhang zwischen Jahres-Mittelwerten der Luft- und der Oberflächenwassertemperaturen. Die Wassertemperatur wurde Volumens-gewichtet für den Wasserkörper von 0-20m Tiefe berechnet.

#### 2.2 Monatswerte Luft- und Wassertemperatur

Luft und

Trends der Für die Entwicklung der Lufttemperatur in einzelnen Monaten stand uns ein Monatsmittel für detaillierter Datensatz seit dem Jahr 1973 zur Verfügung. Betrachtet man die Lufttemperaturtrends für die einzelnen Monate im Jahr 2022, ergeben sich Wasseroberfläche unterschiedliche Trends verglichen mit dem Jahresmittel (Abb.4). Es ist für alle Monate ein positiver linearer Trend nachweisbar, allerdings mit sehr unterschiedlicher Signifikanz (siehe  $r^2$  Werte in Abb.4). Die **höchsten** Regressionskoeffizienten wurden für die Monate April, Juni, Juli und August festgestellt.

Betrachtet man die Entwicklung der Wassertemperatur in 2.5m Tiefe so findet man ebenso für alle Monate positive Trends, in vielen Monaten mit höheren Regressionskoeffizienten verglichen zur Lufttemperatur. Die höchsten Regressionskoeffizienten wurden für die Wintermonate Januar, November und Dezember festgestellt (Abb.5).



Abbildung 4. Monatliche Lufttemperaturen von 1973 bis inkl. 2022 (schwarze Symbole und Linie). Die gestrichelte horizontale Linie gibt den Mittelwert für alle Messjahre wieder. Für jeden Monatsdatensatz wird die lineare Regressionsgerade (rote Linie), der Regressionskoeffizient ( $r^2$ ) und das 95% Konfidenzintervall angegeben (graue Linien). Beachten Sie die unterschiedlichen Y-Achsenbeschriftungen für die einzelnen Monate. Rohdaten: MeteoSchweiz.



**Abbildung 5.** Monatliche Wassertemperaturen in 2.5m Tiefe von 1973 bis inkl. 2022 (schwarze Symbole und Linie). Die gestrichelte horizontale Linie gibt den Mittelwert für alle Messjahre wieder. Für jeden Monatsdatensatz wird die lineare Regressionsgerade (rote Linie), der Regressionskoeffizient (r<sup>2</sup>) und das 95% Konfidenzintervall angegeben (graue Linien). Beachten Sie die unterschiedlichen Y-Achsenbeschriftungen für die einzelnen Monate. Rohdaten: WVZ.

Betrachtet man die **Abweichungen der Lufttemperatur in 2022** vom langjährigen Mittelwert, so ergibt sich für alle Monate ausser September ein positiver Wert. Die höchsten Abweichungen wurden für die Monate Mai und Juni mit 3 °C über Mittel, und für den Oktober mit 4 °C über Mittel gefunden (Abb.6).



Abbildung 6. Monatliche Lufttemperaturen von 1973 bis inkl. 2022. Abweichungen der Monatsmittel (in °C) für jedes Jahr gegenüber dem Mittelwert dieses Monats über den gesamten Zeitraum (1973-2021). Kältere Jahre als der Durchschnitt werden als blaue Balken, wärmere Jahre als rote Balken angegeben. Die schwarze Linie zeigt die lineare Regression für den Datensatz. Für das Jahr 2022 wurde die höchste Monatsabweichung mit 4.0 °C für den Monat Oktober festgestellt. Rot hinterlegte Graphen zeigen über dem Mittel liegende Monate in 2022. Für September 2022 konnte kein Trend erkannt werden. Rohdaten: MeteoSchweiz.

Abweichungen der Wasser-Monatswerte vom langjährigen Mittel

Bei den **Abweichungen der Wassertemperatur in 2.5m Tiefe für das Jahr 2022** ergibt sich für alle Monate eine positive Abweichung vom langjährigen Mittelwert. Die höchste Abweichung wurde für den Monat Juli mit 3 °C über Mittel gefunden (Abb.7).



Abbildung 7. Monatliche Wassertemperaturen in 2.5m Tiefe von 1973 bis inkl. 2022. Abweichungen der Monatsmittel (in °C) für jedes Jahr gegenüber dem Mittelwert dieses Monats über den gesamten Zeitraum (1973-2021). Kältere Jahre als der Durchschnitt werden als blaue Balken, wärmere Jahre als rote Balken angegeben. Die schwarze Linie zeigt die lineare Regression für den Datensatz. Für das Jahr 2022 wurde die höchste Monatsabweichung mit 3.0 °C für den Monat Juli festgestellt. Rot hinterlegte Graphen zeigen über dem Mittelwert liegende Monatswerte in 2022. Rohdaten: WVZ.

#### Erwärmung über die gesamte Wassersäule

Die Erwärmung des Zürichsee beschränkt sich mittlerweile nicht nur auf das Oberflächenwasser, sondern betrifft den gesamten Wasserkörper (Abb.8). So lagen im Jahr 2022 die Temperaturen in 30m Tiefe konstant circa 1 °C über dem langjährigen Mittel.

Selbst in 135m Tiefe hat sich das Wasser mittlerweile auf 5.1 °C erwärmt, im Vergleich zum langjährigen Mittelwert von circa 4.5 °C (Abb.8). Die niedrigen Werte in 12.5m Tiefe für die Monate Juli und August 2022 beruhen möglicherweise auf den Effekt von internen Wellen (Seiches) an den Messtagen. Seiches drücken kaltes Tiefenwasser in periodischen Abständen näher zur Oberfläche, zu Zeiten der stärksten Schichtung allerdings nur bis zur unteren Grenze des Epilimnions.



12

Abbildung 8. Vergleich der Monatswerte für Luft- und Wassertemperatur in 2022 zum Zeitraum von 1973 bis 2021. Der blaue Bereich zeigt die Schwankungsbreite (Minimum und Maximum) der Werte für 1973 bis 2021, die schwarze Linie zeigt den Mittelwert (in °C). Rote Kreuze stehen für die Messwerte in 2022. Rohdaten: Lufttemperatur – MeteoSchweiz, Wassertemperatur – WVZ.

#### 2.3 Erwärmung des Tiefenwassers

Erwärmung des Hypolimnions Beeindruckend ist die Entwicklung der Temperatur im tiefen Hypolimnion vor allem seit dem Jahr 2010 (Abb.9). Einerseits zeigt sich, dass die sehr intensive Durchmischung im Jahr 2012 einen Temperaturrückgang bis in 120m bewirkt hat. Danach kam eine mehrjährige Phase mit sehr schwachen Durchmischungen (v.a. 2014-2017), welche sich in einer linearen Zunahme der hypolimnetischen Wassertemperatur widerspiegelte. Im Jahr 2018 wurde eine intensivere Durchmischung verzeichnet, parallel dazu sank auch die Temperatur des Tiefenwassers wieder. Die **intensiven Stürme im Frühjahr 2020** bewirkten anscheinend einen **plötzlichen Austausch des Tiefenwassers mit wärmerem Oberflächenwasser**. Beim ersten Sturmereignis hatte der Oberflächen-Wasserkörper immer noch eine Temperatur von 5.8 °C. Nach dem sprunghaften Anstieg der Wassertemperatur blieb das tiefe Hypolimnion auf über 5 °C und in 100m Tiefe wurden sogar über 5.2 °C erreicht.

In 2021 erfolgte bereits Anfang Februar eine intensive Durchmischung mit einer in die Tiefe reichenden Abkühlung um ~0.5 °C. Aufgrund der hohen Wärmelast bewirkte dies jedoch nur eine Abkühlung des Tiefenwassers auf circa 4.6 °C, d.h., das Tiefenwasser war immer noch deutlich wärmer im Vergleich zu 2010-2012. Mit Jahresende hatte sich das Tiefenwasser wieder auf fast 5 °C Grenze erwärmt. Im Jahr 2022 kam es zu einer Durchmischung bis 100m, allerdings bei circa 5 °C Wassertemperatur. Im Jahresverlauf stieg die Wassertemperatur in 120m Tiefe bereits wieder auf 5.1 °C.

Vergleich 2019 2022 Eine detaillierte Darstellung der Temperaturdaten für den Berichtzeitraum 2019 2022 ist in Kapitel 3 zu finden. Dort wird auch auf die Folgen für die Durchmischungsdynamik und die Nährstoffrücklösung eingegangen.



Abbildung 9. Wassertemperaturen in 100m und 120m Tiefe von 2009 bis 2022. Die Daten basieren auf unseren mindestens zweiwöchentlichen Messprofilen. Der abrupte Anstieg auf über 5 °C anfangs 2020 gilt gesichert und wurde bei den unabhängig durchgeführten Temperaturmessungen der WVZ ebenso festgestellt.

Meteorologische Parameter Abbildung 10 zeigt die graphische Auswertung relevanter meteorologischer Parameter für das Jahr 2022. Die Daten sind Tagesmittelwerte der Online-Wetterstationen Tiefenbrunnen und Mythenquai der Wasserschutzpolizei Zürich. Erwähnenswert ist: (i) die Wassertemperatur in 1m Tiefe sank an keinem Tag unter 5.3 °C ab; (ii) es gab nur 8 Eistage (d.h. Tagesmittel unter 0 °C); (iii) von Januar bis Ende Februar wurden zahlreiche Stürme mit Spitzen bis zu 22 m s<sup>-1</sup> registriert (Abb.10). Das Sturmereignis vom 16. bis 25.02.2022 führte zu einer tiefgreifenden Durchmischung bis circa 100m.



**Abbildung 10.** Online-Wetterstations-Daten der Wasserschutzpolizei Zürich an der Messstation Tiefenbrunnen für das Jahr 2022 (<u>https://www.tecson-data.ch/zurich/seepozh/tiefenbrunnen.html</u>). Tagesmittelwerte basierend auf 10-minütigen Messungen. Dargestellt sind Lufttemperatur, Wassertemperatur (in 1m Wassertiefe), durchschnittlicher Wind, und Windmaxima. Blau hinterlegt sind die Sturmereignisse im Frühjahr 2022.

# Übersicht<br/>Maxima &<br/>MinimaTabelle 3 zeigt die Mittelwerte, Maxima und Minima der meteorologischen<br/>Parameter für das Jahr 2022. Die Daten sind Tagesmittelwerte der Online-<br/>Wetterstationen Tiefenbrunnen und Mythenquai der Wasserschutzpolizei Zürich.<br/>Das Jahresmittel der Lufttemperatur gemessen am See (13.0 °C) ist um ~1.5 °C höher<br/>als das Jahresmittel der Lufttemperatur (11.48 °C, Abb.2) gemessen an der Station<br/>Zürich / Fluntern (558m asl.). Dieser Unterschied ergibt sich durch die grosse<br/>Wärmeabstrahlung des Sees, d.h. durch das See-bedingte Mikroklima direkt am<br/>Ufer.

**Tabelle 3:** Auswertung der online-Wetterstations-Daten der Wasserschutzpolizei Zürich an der Messstation Mythenquai (Luftdruck-Werte wurden an der Station Tiefenbrunnen gemessen). Als Datengrundlage dienten die Tagesmittelwerte (*n*=365) für das Jahr 2022, welche auf 10-minütigen Einzelmessungen beruhen.

Parameter	Jahresmittelwert	Minimum (Datum)	Maximum (Datum)
Lufttemperatur (°C)	13.0	- <b>4.4</b> (13.12.2022)	<b>28.9</b> (19.06.2022)
Wassertemperatur in 1m Tiefe (°C)	14.8	<b>5.3</b> (7.03.2022)	<b>27.7</b> (5.08.2022)
Maximale Windböen (m s <sup>-1</sup> )	9.0	3.3ª	<b>24.8</b> (23.10.2022)
Windgeschwindigkeit Ø 10min (m s <sup>-1</sup> )	2.2	<b>0.6</b> ª	<b>4.6</b> (18.03.2022)
Luftdruck (hPa)	970.8	948.9 (31.03.2022)	989.8 (13.01.2022)
Luftfeuchte (%)	72.0	<b>40.2</b> (18.07.2022)	<b>99.2</b> (25.12.2022)

<sup>a</sup> dieser Messwert wurde an mehreren Tagen ermittelt.

#### 3. Limnologische Kenngrössen

#### 3.1 YSI – Sondendaten und ausgewählte Daten der WVZ

- TemperaturDie Messungen mit der YSI-Sonde und der bbe-FluoroProbe Sonde erfolgten<br/>mindestens 14-tägig. Daraus ergaben sich für das Jahr 2022 insgesamt 26<br/>Messprofile mit einer 1-Meter Tiefenauflösung von der Oberfläche (0m) bis 120m<br/>(Abb.11). Die Daten sind im Vergleich zu den Jahren 2019 (30 Profile), 2020 (36<br/>Profile) und 2021 (26 Profile) dargestellt. Im Jahr 2022 wurde die stärkste Abkühlung<br/>der Wassersäule um den Tag 46 (16.02.2022) festgestellt (Abb.11A). Die<br/>Maximaltemperatur in der Seemitte wurde am 20.07.2022 mit 25.7 °C gemessen.<br/>Nach der Durchmischung 2022 kam es zu keiner Abkühlung des tiefen<br/>Hypolimnions (siehe Isolinien in Abb.11A).
- SauerstoffDie stärkste und intensivste Anreicherung erfolgte in 2021 (Abb.11B). Die<br/>Sauerstoffanreicherung des Hypolimnions war so ergiebig, dass sich selbst in einer<br/>Tiefe von 135m kaum ein anaerobes Milieu gegen Jahresende hin entwickeln konnte<br/>(Abb.13A). Dieses Muster ist an den absoluten Sauerstoffkonzentrationen und an<br/>den relativen Sauerstoffsättigungen (Abb.11C) gut zu erkennen. Auffällig sind die<br/>sehr früh auftretenden Durchmischungen (Abb.12) in 2021 und 2022 (gefördert<br/>durch den geringeren Temperaturunterschied von Oberflächen- mit dem auf über<br/>5.2 °C erwärmten Tiefenwasser). Im Kapitel 3.2 werden die vielfachen Folgen dieser<br/>überdurchschnittlichen Durchmischung in 2021 detaillierter besprochen.

# Planktothrix und<br/>SauerstoffDie hohen metalimnetischen Sauerstoffkonzentrationen im Sommer 2020 und 2022<br/>zeigen die Bedeutung von *P. rubescens* als Primärproduzenten und spiegeln fast<br/>schon perfekt die Verteilung der Population in der Wassersäule wider (Abb.11D).<br/>Aufgrund der kleinen Sommerpopulationen in 2019 und 2021, traten in diesen<br/>Jahren die metalimnetischen Sauerstoffmaxima nicht auf.





**Abbildung 11.** Darstellung der mindestens 14-tägigen YSI-Sonden Messprofile für die Jahre 2019 (30 Profile), 2020 (36 Profile), 2021 (26 Profile) und 2022 (26 Profile). Jedes Messprofil beruht auf einer Auflösung von 1m Schritten von 0m bis 120m Wassertiefe. A) Wassertemperatur (°C) mit Isolinien für 5.0 und 5.5 °C. B) Sauerstoffkonzentrationen (mg O<sub>2</sub> L<sup>-1</sup>) mit weissen Isolinien für den 6 mg O<sub>2</sub> L<sup>-1</sup> Wert. C) relative Sauerstoffsättigung (%). D) Phycoerythrin-Werte als Proxy für *Planktothrix rubescens* in relativen Fluoreszenzeinheiten (RFU). Die weissen Balken in diesen Graphen kennzeichnen den zeitweisen Ausfall des Sensors.

Definition der Durchmischungstiefe mittels O<sub>2</sub> Grenze Örn (1980) hatte einen empirisch ermittelten Richtwert von mindestens 6 mg  $O_2$  l<sup>-1</sup> vorgeschlagen, um die Mächtigkeit des durchmischten Wasserkörpers zu beschreiben. Dieser Richtwert eignete sich auch für die Beschreibung der Durchmischungstiefen in den letzten Jahren (Posch *et al.* 2012, Yankova *et al.* 2017). Die 6 mg  $O_2$  l<sup>-1</sup> Grenze blieb **im Jahr 2022** relativ konstant bei circa 110m Tiefe (Abb.12). Entscheidend sind jedoch auch die Sauerstoffverhältnisse über Grund (120-136m, Abb.13A), vor allem für die Rücklösung von Nährstoffen (z.B. Phosphor und Stickstoff). Im **Jahr 2021** kam es zu einer **sehr hohen Sauerstoffanreicherung** über Grund und erst im September konnte ein leichter Sauerstoffschwund registriert werden. Die gute Sauerstoffversorgung des tiefen Hypolimnions blieb auch noch in 2022 erhalten.

Diskrepanz zwischen Berechnungen der Durchmischungstiefen und O2 Grenze

Für alle vier Untersuchungsjahre wurde die Durchmischungstiefe basierend auf den Temperaturprofilen berechnet. Gemäss Dichte-basierten Berechnungen erreichte im Jahr 2019 die Maximal-Durchmischung eine Tiefe von 81 Metern, im Jahr 2020 von 86 Metern, in 2021 von mindestens 120 Metern und in 2022 die Tiefe mindestens 100m (Abb.12). Betrachtet man parallel dazu bis in welche Tiefen ein Grossteil der Planktothrix Population gedrückt wurde, so erscheinen die theoretisch berechneten Durchmischungstiefen realistisch. Um die Durchmischungsdynamik detailliert beschreiben zu können, würde es tägliche Temperaturprofile für diesen Zeitraum brauchen. Insofern eignet sich der oben erwähnte 6 mg O<sub>2</sub> L<sup>-1</sup> Wert als Proxy (Örn 1980) gut, da die Sauerstoffkonzentration als Resultat der Durchmischung zu sehen ist, und zumindest für einen gewissen Zeitraum einen Memory-Effekt hat. Treten sehr kurze, nur wenige Tage anhaltende Durchmischungen auf, und liegen diese Ereignisse zwischen unseren 14-tägigen Beprobungen, so ist die Durchmischung nur anhand der Temperaturdaten wohl nicht mehr rekonstruierbar. Die Sauerstoffkonzentrationen zeigen möglicherweise einen bessern Memory-Effekt für jene Kurzzeitereignisse.

Abbildung 12. Vergleich der Durchmischungstiefen für die Jahre 2019 bis 2022 berechnet aus den Temperaturdaten (rote Linie und Symbole) und abgeschätzt aus den Sauerstoffdaten (schwarze Linie) nach Örn (1980). Deutlich erkennbar ist auch das herbstliche metalimnetische Sauerstoffminimum.







**Abbildung 13.** Darstellung der monatlichen Messprofile der Wasserversorgung Zürich (WVZ) für die Jahre 2019, 2020, 2021 und 2022. Jedes Messprofil beruht auf einer Auflösung von 17 Tiefenstufen von 0m bis 136m Wassertiefe. A) Sauerstoffkonzentrationen (mg  $O_2 L^{-1}$ ) mit drei Isolinien für 1, 3, und 6 mg  $O_2 L^{-1}$ . B) Gesamtphosphor (µg P L<sup>-1</sup>). C) Orthophosphat (µg P L<sup>-1</sup>). D) partikulärer Phosphor (µg P L<sup>-1</sup>).

Dynamik der In 2019, 2020 und 2022 war jeweils eine geringe Orthophosphat Anreicherung des Epilimnions im Frühjahr erkennbar (Abb.13C). Im Frühjahr 2021 kam es zu einer starken Anreicherung des Epilimnions und zu erhöhten Konzentrationen in der Wasserschicht zwischen 40m bis 60m (eine Folge der intensiven und langanhaltenden Durchmischung). In allen Jahren kam es zu einer Abnahme der hypolimnetischen PO<sub>4</sub>-P Konzentrationen zwischen den Kalendertagen 30 bis 60 (Februar). Die zunehmende Rücklösung von Orthophosphat (ebenso ersichtlich am Gesamtphosphor, Abb.13B&C) aufgrund anaerober Verhältnisse über Grund, war in den Jahren 2019 und 2020 gut ersichtlich. In 2021 und 2022 war die Rücklösung wesentlich geringer und es wurden über Grund Werte von 60 µg P L<sup>-1</sup> gemessen, was in etwa nur der halben Konzentration der Vorjahre entspricht.

Weitere Nährstoffe Die langanhaltenden aeroben Verhältnisse über Grund erklären (Abb.14A), warum in 2021 und 2022 die Nitrifikation auch länger angehalten hat (ersichtlich an den hohen NO<sub>3</sub>-N und geringen NH₄-N Werten über Grund, Abb.14B&C). Die ab April stets sinkenden epilimnetischen Nitrat- und Silikatwerte (Abb.14D) weisen auf eine früh auftretende Primärproduktion in den Jahren 2020 bis 2022 hin. Klar erkennbar ist auch die Zehrung von Nitrat in der metalimnetischen Planktothrix-Schicht in 2020 und 2022. Die Bildung (Rücklösung) von Silikat sowie die Anreicherung im Hypolimnion waren im Jahr 2021 wesentlich geringer als in den anderen Jahren.

Phosphor-

fraktionen





**Abbildung 14.** Darstellung der monatlichen Messprofile der Wasserversorgung Zürich (WVZ) für die Jahre 2019 bis 2022. Jedes Messprofil beruht auf einer Auflösung von 17 Tiefenstufen von 0m bis 136m Wassertiefe. A) Sauerstoffkonzentrationen (mg O<sub>2</sub> L<sup>-1</sup>) mit drei Isolinien für 1, 3, und 6 mg O<sub>2</sub> L<sup>-1</sup>. B) Nitrat-N ( $\mu$ g N L<sup>-1</sup>). C) Ammonium ( $\mu$ g N L<sup>-1</sup>). D) Silikat SiO<sub>2</sub> (mg L<sup>-1</sup>).

#### 3.2 Änderung des Sauerstoff- und Nährstoffbudgets

Zusammenhang Sehr oligotrophe und bis zum Grund weitgehend Sauerstoff-reiche Seen weisen Sauerstoff und geringe Rücklösungen von Nährstoffen aus den Sedimenten auf. Basierend auf Nährstoffe dieser Tatsache erfolgten auch zahlreiche Ansätze zur Sanierung von eutrophierten Seen, indem das Tiefenwasser künstlich belüftet bzw. umgewälzt wurde, um die Rücklösung von vor allem Phosphorverbindungen zu reduzieren oder zu vermeiden. In zahlreichen dieser Seen hatten sich Sauerstoffdefizite im Zuge der Eutrophierung entwickelt, da mikrobielle Abbauprozesse im Meta- und Hypolimnion eine Sauerstoffzehrung bewirkten.

Natürliche Abhängig von der geographischen Lage, der Seebeckenmorphologie und des anaerobe natürlichen Trophiezustands eines Sees, sollte die periodische Entwicklung Tiefenzonen anaerober Tiefenzonen in diesen Seen allerdings als Normalzustand angesehen werden. Anaerobe Phasen über Grund sind sogar wichtig, um die seeinterne Nährstoffbilanz und Nährstoffverfügbarkeit in Waage zu halten. Dies trifft besonders für jene Seen zu, deren Einzugsgebiet und Uferzonen stark verändert wurden, wodurch in den meisten Fällen der natürliche allochthone (von aussen kommende) Eintrag von Nährstoffen gekappt wurde.

Anaerobe Im Falle des Zürichsees sei darauf hingewiesen, dass über 90% der Uferzone als Tiefenzonen im künstlich (z.B. aufgeschüttet, weich und hart verbaut) und nicht naturnah Zürichsee sind. Dies warum seeinterne anzusehen zeigt auf, (autochthone) Nährstoffverfügbarkeiten von besonderer Bedeutung für den Zürichsee sind. Die äusserst intensive Durchmischung und folglich Sauerstoffanreicherung des Tiefenwassers in 2021 (Abb.15) bewirkte eine deutlich geringere Rücklösung von Nährstoffen. Dies ist vor allem an den Orthophosphat-, Ammonium-, und Silikatkonzentrationen knapp über Grund (135m) als auch in 120m Tiefe ersichtlich (Abb.15). Die Nitratwerte sind allerdings bereits in 120m auf stabilem Niveau über den gesamten Untersuchungszeitraum.

Konsequenzen für Wie erwartet kam es im Jahr 2022 zu einer deutlich geringeren Primärproduktion 2022 klassischer Algengruppen (z.B. Diatomeen, Crypotophyta) als in 2021, selbst nach einer Durchmischung bis 100m Tiefe (siehe auch Kapitel 4).

#### 3.3 Vergleich mit Langzeitdaten seit 1973

Folgen der Die starke Erwärmung des Tiefenwassers im Frühjahr 2020 und die sehr intensive Erwärmung des Durchmischung im Jahr 2021 sind auch im Vergleich zu den Langzeitdaten Tiefenwassers hervorzuheben (Abb.16B). Durch die Erwärmung des Tiefenwassers werden Durchmischungen (Teil- wie Volldurchmischungen) sehr früh zu Beginn des Jahres auftreten, da isotherme Bedingungen wesentlich früher erreicht werden. Im Jahr 2022 erfolgte Mitte Februar eine Durchmischung bereits bei 5.5 °C Oberflächentemperatur. Die intensive Durchmischung in 2021 und die daraus resultierende Sauerstoffanreicherung (Abb.16C) in der Tiefe führten in 2022 zu einer geringeren Nährstoffverfügbarkeit (Abb.16D). Verglich mit Auffällig ist die Kältephase von 1980 bis 1990 und die abrupte Erwärmung nach 2020 Langzeitdaten: (Abb.16B). Bis zum Jahr 2010 war die Anreicherung mit Sauerstoff im Frühjahr Tiefe 135m deutlich erkennbar (Abb.16C). In Folge der schlechten Durchmischungen von 2010

bis 2020 kam es zu keiner Anreicherung. Die Durchmischung in 2021 ergab eine sehr hohe Sauerstoffversorgung. Die Orthophosphat-Konzentrationen spiegeln insgesamt die Reoligotrophierung wider (Abb.16D). Typisch ist die Abnahme der Konzentration im Frühjahr durch den Transport von PO<sub>4</sub>-P in den Oberflächenbereich. Typisch ist auch die Zunahme an PO<sub>4</sub>-P über Grund im weiteren Jahresverlauf, getriggert durch anaerobe Verhältnisse (vergleiche Abb.16C mit 16D). Die äusserst intensive Sauerstoffanreicherung in 2021 bedingte eine verminderte Rücklösung an PO<sub>4</sub>-P. Abbildung 17 zeigt denselben Datensatz, allerdings erst ab dem Jahr 2000, um die jüngsten Veränderungen deutlicher darzustellen.



**Abbildung 15.** Darstellung der monatlichen Messungen in 120m und 135m (über Grund) der Wasserversorgung Zürich (WVZ) für die Jahre 2019 bis 2022: Wassertemperatur (°C), Sauerstoff (mg  $O_2 L^{-1}$ ), Gesamtphosphor (µg P  $L^{-1}$ ), Orthophosphat (µg P  $L^{-1}$ ), Nitrat-Stickstoff (µg N  $L^{-1}$ ), Ammonium-Stickstoff (µg N  $L^{-1}$ ) und Silikat (mg  $L^{-1}$ ).



Abbildung 16. A) Jahresmittel der Lufttemperatur und Abweichungen vom Mittel für den Zeitraum von 1972 bis 2022. B) Jahresverlauf der Wassertemperatur in 135m Tiefe für den Zeitraum 1972 bis 2022. C) Jahresverlauf der Sauerstoffkonzentration in 135m Tiefe für den Zeitraum 1972-2022. D) Jahresverlauf der Orthophosphat-Konzentration in 135m Tiefe für den Zeitraum 1976-2022.



Abbildung 17. A) Jahresmittel der Lufttemperatur und Abweichungen vom Mittel für den Zeitraum von 2000 bis 2022. B) Jahresverlauf der Wassertemperatur in 135m Tiefe für den Zeitraum 2000 bis 2022. C) Jahresverlauf der Sauerstoffkonzentration in 135m Tiefe für den Zeitraum 2000-2022. D) Jahresverlauf der Orthophosphat-Konzentration in 135m Tiefe für den Zeitraum 2000-2022.

#### 3.4 Secchi-Tiefe

#### Deutliche Unterschiede zw. den Jahren

Die Sichttiefen spiegeln teilweise die sehr unterschiedlichen Populationsdynamiken von *P. rubescens* sowie der gesamten Primärproduktion wider (Abb.18). Nur im Jahr 2019 war eindeutig eine Klarwasserphase zu erkennen. Durch die rasche und konzentrierte Einschichtung von *P. rubescens* war dies in 2020 und 2022 nicht der Fall. Eine klassische Klarwasserphase war auch in 2021 nicht festzustellen. In 2021 kam es vorerst zu einer intensiven Frühjahrsblüte von Algengruppen (v.a. Diatomeen und Cryptophyten, siehe Kapitel 4), direkt gefolgt von einer hohen Primärproduktion klassischer Sommerphytoplankter. Diese Entwicklung ist sicherlich mit der sehr intensiven Durchmischung und dem Nährstofftransport aus der Tiefe verknüpft. Zudem kam es im Juli 2021 zu einer Hochwasser-Situation, d.h. sicherlich auch zu einem höheren Transport von Trübstoffen im Oberflächenwasser des Zürichsees.

Auffällig sind die sehr geringen Sichttiefen im Hochsommer 2020 und 2021 (grau hinterlegter Bereich in Abb.18). Mikroskopisch konnten wir in dieser Zeit eine hohe 'Partikel'-Dichte feststellen. Die geringe Transparenz und das entsprechend schlechte Lichtklima waren ein Grund, weshalb *P. rubescens* in beiden Jahren bereits anfangs September kurzfristig ins Epilimnion eingemischt wurde (siehe Kapitel 5.2).



Abbildung 18. Vergleich der Sichttiefen in den Jahren 2019 bis 2022 gemessen mittels Secchi-Scheibe. Der grau hinterlegte Bereich weist auf die sehr geringen Sichttiefen im Hochsommer 2020 und 2021 hin.

#### 4. Primärproduktion von 2019 bis 2022

#### 4.1 Dynamik des Gesamtchlorophylls und von Planktothrix rubescens

Unterschiedliche<br/>Planktothrix<br/>JahreGrosse Unterschiede zwischen den Untersuchungsjahren gab es bezüglich der<br/>Entwicklung des Gesamtchlorophylls und der Chlorophyll a Konzentrationen von<br/>spezifischen Algengruppen. Die Abbildung 19 zeigt die Auswertung der bbe-<br/>FluoroProbe in situ Profile.

Grosse Unterschiede gab es in der saisonalen Entwicklung und der Populationsstärke von *P. rubescens* zwischen den vier Jahren. Im Gegensatz zu 2019, als die *P. rubescens* Population einen massiven Rückgang aufwies und erst wieder im Spätherbst spärlich anwuchs, erreichte das Cyanobakterium in den **Jahren 2020 und 2022 enorme Populationsstärken** (Abb.19A&B). Für eine übersichtliche Darstellung in Abbildung 19B wurde die Höchstkonzentration auf 33 µg Chl *a* L<sup>-1</sup> begrenzt, an einzelnen Tagen wurden aber in der *Planktothrix*-Schicht Spitzenwerte bis zu 60 µg Chl *a* L<sup>-1</sup> (22. Juli 2020) und 73 µg Chl *a* L<sup>-1</sup> (17. August 2022) erreicht. Wenn *Planktothrix* sich voll entwickelt, dann zeigt sich ihr dominanter Anteil am Gesamtchlorophyll. Das Wachstumsmuster in 2021 entsprach dem klassischen saisonalen Verlauf. Durch die intensive Durchmischung wurde die Winterpopulation stark dezimiert und erreichte im Juni ein Minimum. Im Laufe des Sommers 2021 erfolgte die erste Wachstumsphase im Metalimnion mit Spitzenwerten über 30 µg Chl *a* L<sup>-1</sup>, gefolgt von einer zweiten Wachstumsphase im Herbst.

Blüte der<br/>Diatomeen in<br/>2021Die Gruppe der Diatomeen profitierte im Jahr 2021 am meisten von der intensiven<br/>Durchmischung und der Phosphoranreicherung des Epilimnions. Auffällig sind nicht<br/>nur die intensive Frührjahrsblüte sondern auch die hohen Chl a Werte bis in den<br/>Oktober hinein (Abb.19C). Wie erwartet kam es im Jahr 2022 zu einer deutlich<br/>geringeren Primärproduktion klassischer Algengruppen (z.B. Diatomeen,<br/>Crypotophyten) als in 2021, selbst nach einer Durchmischung bis 100m Tiefe (siehe<br/>auch Abb.20).

Planktothrix in Spannend war die Entwicklung von P. rubescens in 2022. In den letzten Jahren 2022 profitierte P. rubescens von den partiellen Durchmischungen. Einerseits wurde dadurch nur ein kleiner Teil in Tiefen gedrückt, wo ihre Gasvesikel durch den hydrostatischen Druck geschädigt wurden. Dadurch überlebte ein sehr grosser Anteil der Winterpopulation (50% im Jahr 2020). Andererseits waren Teildurchmischungen für P. rubescens wohl auch essenziell, um schon während der Wintermonate an den Phosphorpool in der Tiefe (zunehmende Konzentrationen ab 60m Tiefe) zu gelangen. Leider fehlen hierzu immer noch direkte Messungen zu Elementgehalt und Elementverhältnissen (Stöchiometrie) von P. rubescens. Diese Messungen sollten vor, während und nach der Durchmischungsphase stattfinden. Es ist anzunehmen, dass es zu einer Akkumulierung von Phosphor in der P. rubescens Biomasse während der Durchmischung kommt (zumindest die Ähnlichkeit der Messprofile von partikulärem Phosphor und P. rubescens Biomasse deuten darauf hin). In 2022 blieben 35% der Winterpopulation erhalten, trotz einer Durchmischung bis 100m Tiefe. Planktothrix und

Planktothrix und<br/>BadesaisonBemerkenswert sind im September 2020 und 2021 die kurzen 'Ausbrüche' von P.<br/>rubescens vom Meta- ins Epilimnion. Dies geschah während der noch laufenden<br/>Badesaison. Diese Situationen wurden als kritisch angesehen und daher in einem<br/>eigenen Kapitel (siehe Kapitel 5.2) kurz besprochen.



**Abbildung 19.** Darstellung der mindestens 14-tägigen bbe-FluoroProbe Messprofile für die Jahre 2019 (30 Profile), 2020 (36 Profile), 2021 (26 Profile) und 2022 (26 Profile). Jedes Messprofil beruht auf einer Auflösung von 1m Schritten von 0m bis 120m Wassertiefe. Durch die Anschaffung einer neuen bbe FluorProbe konnte in 2019 erst ab dem Tag 35 gemessen werden. A) Gesamtchlorophyll (µg Chl *a* L<sup>-1</sup>). B) *Planktothrix rubescens* (µg Chl *a* L<sup>-1</sup>). C) Diatomeen (µg Chl *a* L<sup>-1</sup>). D) Cryptophyten spezifisches Chlorophyll (µg Chl *a* L<sup>-1</sup>).

#### 4.2 Das mikrobielle Nahrungsnetz im Frühjahr

```
2 tägige
Beprobung
```

Von 2020 bis 2022 führten wir jeweils im Frühjahr eine intensive Beprobung durch mit 2-tägigem Beprobungsintervall. Dazu wurde die Wassersäule von 1m bis 8m mit einem integrierenden Wasserschöpfer (Hydrobios) beprobt. Es wurden alle Komponenten des mikrobiellen Nahrungsnetzes von Bakterien, Algen, Flagellaten, Ciliaten bis zum Zooplankton hin untersucht. Hier stellen wir nur die Ergebnisse zu den wichtigsten Algengruppen im Frühjahr dar: zentrische Diatomeen und Crypotophyten (Abb.20). Die Zellzahlen beider Gruppen wurden mirkoskopisch ermittelt. Die äusserst intensive Durchmischung in 2021 brachte grosse Phosphormengen in das Epilimnion und ermöglichte eine intensive Frühjahrsblüte von zentrischen Diatomeen und Cryptophyten.



Abbildung 20. Abundanz zentrischer Diatomeen und Cryptophyten während des Frühjahrs (Februar bis Ende Mai) für den Zeitraum 2020 bis 2022. Die Beprobung erfolgte jeweils im 2 Tages Zyklus. Die Proben wurden mit einem integrierenden Schöpfer zwischen 1m und 8m Tiefe genommen. Originaldaten: Martina Schuler & Rafael Niedermann.

#### 5. Details zu Planktothrix rubescens von 2019 bis 2022

#### 5.1 Metalimnion und Licht

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

#### Definition des Metalimnions

In Abbildung 21 sind die Daten der ganzjährlichen Temperaturmessungen für die Wassersäule von Om bis 30m dargestellt. In der Literatur findet man sehr unterschiedliche Werte für die Definition des Metalimnions, von 0.25-1.5 °C Temperaturabnahme pro Meter Tiefe. Daher erfolgt unsere Darstellung als Contourplot, mit einem Gradienten beginnend bei 0.25 °C m<sup>-1</sup> bis zu einem Maximum von 3 °C m<sup>-1</sup> (Abb.21). Dadurch werden die Schichtdicke und die Intensität der Gradienten klarer ersichtlich. Die Grenzen des Metalimnions wurden mit >0.5 °C Temperaturabnahme pro Meter Tiefe definiert. Die Abbildung zeigt eindrücklich wie unterschiedlich die Bildungsphase und die saisonale Entwicklung des Metalimnions in den vier Jahren waren. Auffallend ist die äusserst kompakte Struktur des Metalimnions vor allem in 2020 und 2022. In den Jahren 2019 und 2021 kam es zu einer sehr späten Bildung eines kompakten Metalimnions (Abb.21).



**Abbildung 21.** Vergleich der Temperaturverhältnisse (links) und der Metalimnion-Dynamik (rechts) für die Jahre 2019 bis 2022. Anzahl der mindestens 14-tägigen Messprofile: für 2019 n=30, für 2020 n=36, für 2021 n=26, für 2022 n=26. Links: Temperaturprofile (°C). Rechts: Temperaturgradienten in 1m Schritten ( $\Delta$ °C m<sup>-1</sup>) und Grenzen des Metalimnions (schwarze Linien). Die gestrichelte Linie in den rechten Graphen zeigt den Beginn (Zeitpunkt) eines kompakten Metalimnions im Jahr 2022.

- Drei wichtigeWirkonzentrierenunsbeidenLichtprofilenaufdreispezifischeLichtintensitätenStrahlungsintensitäten (zur theoretischen Erklärung siehe Abb.22). Die Berechnung<br/>dieser Strahlungsintensitäten erfolgte durch lineare Interpolation von logarithmisch<br/>transformierten Lichtprofilen (Abb.22).
- Lichtminimum Der photosynthetische Kompensationswert liegt für Planktothrix rubescens bei 1.7 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (Walsby *et al.* 2004). Bei diesem Wert sollte sich kein Wachstum ergeben, da Respirations- und Produktionsraten gleich gross sind. Allerdings konnten Walsby & Jüttner (2006) selbst bei einer Intensität von 0.8 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> ein geringes (primär heterotrophes) Wachstum beobachten, jedoch nur, wenn entsprechende Konzentrationen an Aminosäuren zur Verfügung standen. Bei 0.8 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> ist *P. rubescens* somit gezwungen, mit Hilfe von Gasvesikeln in der Wassersäule aufzusteigen, um photosynthetisch aktiv zu sein.
- Neutral buoyancy
   Für eine Lichtintensität von 6.5 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> wurde festgestellt, dass mindestens 50% der Planktothrix-Population in der Wassersäule schweben und somit in der aktuellen Tiefe verbleiben (Abb.22). Diese Tiefe wurde daher als 'neutral buoyancy depth' bezeichnet (Walsby et al. 2004).
- *Lichtsättigung* Bei einer Lichtintensität von 25 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> scheint die Lichtsättigung erreicht zu sein, höhere Intensitäten erbrachten keine weitere Steigerung der Wachstumsrate. Bei dieser Lichtintensität führt die Anreicherung von Kohlehydraten in den Cyanobakterienzellen zu einer Erhöhung der Masse und daher zu einem Absinken der *Planktothrix*-Filamente (Abb.22).
- Planktothrix undBetrachtet man die Tiefenverteilung von P. rubescens im Untersuchungszeitraum soLichtzeigt sich der enge Zusammenhang mit den drei wichtigsten Lichtintensitäten<br/>(Abb.23). Durch die geringen P. rubescens Konzentrationen im Jahr 2019,<br/>veränderten sich die Lichtbedingungen in der Wassersäule drastisch, mit stark<br/>erhöhten Strahlungsintensitäten bis in eine Tiefe von 30m.



Abbildung 22. Typisches Profil der Lichtintensität während des Sommers im Zürichsee. Die Unterwasserstrahlung nimmt mit der Tiefe logarithmisch ab (linker Graph), weshalb eine logarithmische Darstellung (mittlerer Graph) von Vorteil ist. Der Knick im Lichtprofil in einer Tiefe von 10 bis 13 Metern weist auf eine dichte *Planktothrix*-Schicht hin, in welcher die Lichtintensität markant abnimmt. In dieser Schicht sind auch die drei relevanten Lichtbedingungen für *Planktothrix* zu finden (rechter Graph). © Knapp & Posch (2021).



Abbildung 23. Zusammenhang zwischen Metalimnion, Lichtbedingungen und *Planktothrix rubescens* für die Jahre 2019 bis 2022. Anzahl der mindestens zweiwöchentlichen Messprofile: für 2019 n=30, für 2020 n=36, für 2021 n=26, für 2022 n=26. Links: Tiefenverteilung von *P. rubescens* (in µg Chl a L<sup>-1</sup>). Rechts: Tiefenverteilung von *P. rubescens* (in µg Chl a L<sup>-1</sup>) in Bezug zu den Grenzen des Metalimnions (schwarze gepunktete Linien) und den drei entscheidenden Lichtbedingungen (siehe Beschriftung). Für die Contourplots wurde die Menge von *P. rubescens* zwecks vergleichender Darstellung auf maximal 40 µg Chl a L<sup>-1</sup> begrenzt, im Jahr 2020 wurden jedoch Spitzenwerte bis 60 µg Chl a L<sup>-1</sup> und in 2022 Spitzenwerte bis 73 µg Chl a L<sup>-1</sup> gemessen.

Einschichtung	Der Wachstumserfolg von P. rubescens im Frühjahr scheint von zwei wesentlichen
von P. rubescens	Faktoren abzuhängen:
	1) Wieviel der <i>P. rubescens</i> Population hat die Durchmischungsphase überlebt bzw.
	befindet sich bereits in den oberen Wasserschichten. Der Zusammenhang zwischen
	Durchmischungstiefe und der Populationsdynamik von P. rubescens wurde in Posch
	<i>et al.</i> (2012) beschrieben.
	2) Findet P. rubescens im Frühjahr ein stabiles Metalimnion mit adäquaten
	Lichtbedingungen vor?
Zusammenbruch	Ad2) In Jahren 2019 und 2021 kam es zu einer sehr späten Bildung einer stabilen
in 2019 und 2021	Sprungschicht (Abb.23). Im Jahr 2019 waren die Metalimnion-Bedingungen für P.
	rubescens sehr ungünstig. Es kam zu einem mehrfachen Verlust der Schichtung,

und im Mai waren die Lichtbedingungen in dem tief gelegenen Metalimnion (zw. 10-20m) völlig unzureichend für *P. rubescens* (Abb.23).

Das Aufsteigen ins turbulente Epilimnion bewirkte innerhalb kürzester Zeit einen Zusammenbruch der bestehenden *P. rubescens* Population. Eine typische metalimnetische Einschichtung während der Sommermonate war im Jahr 2019 fast nicht nachweisbar und *P. rubescens* zeigte erst wieder im November ein Populationswachstum. Ein stabiles und kompaktes Metalimnion in der adäquaten Tiefenstufe (10-15m) hat sich erst ab dem Tag 180 (Anfang Juli) ausgebildet, also zwei Monate später als üblich.

Im **Jahr 2021** wurde die Population ebenso sehr stark dezimiert, wobei der Rückgang der Population schon im Herbst 2020 begann (ein atypisches Muster). Obwohl auch in 2021 ein **stabiles Metalimnion erst im Juli** entstand (Abb.22), waren die **Lichtbedingungen** innerhalb dieser Zone **ideal für** *P. rubescens* (Abb.23). Es kam auch zu einem raschen Anwachsen der Population mit einer Stärke bis 36  $\mu$ g Chl a L<sup>-1</sup>.

Maxima in 2020<br/>und 2022Im Gegensatz dazu, entwickelte sich in den Jahren 2020 und 2022 sehr früh ein<br/>sehr kompaktes Metalimnion (Abb.22) und die Populationsdichten waren<br/>wesentlich höher als in den Jahren 2019 und 2021 (Abb.23).

#### 5.2 Aufstieg ins Epilimnion während Badesaison

Anzeichen schon<br/>im AugustBis zum Herbst befindet sich Planktothrix rubescens normalerweise in der Kernzone<br/>oder an der unteren Grenze des Metalimnions. Gegen den Herbst hin ist P.<br/>rubescens aufgrund des schlechter werdenden Lichtklimas gezwungen, an die obere<br/>Grenze des Metalimnions zu wandern. In 2020 und 2021 waren aber bereits ab<br/>Anfang August die Lichtbedingungen im Metalimnion deutlich schlechter und die<br/>idealen Strahlungsintensitäten lagen knapp an der oberen Grenze des Metalimnions<br/>(Abb.24&25). Im Jahr 2020 kam es bereits Anfangs August zu einer geringen<br/>Einwanderung von P. rubescens in die turbulente Zone des Epilimnions.

Massiver EintragIn beiden Jahren erfolgte Anfangs September parallel zu einer leichten Eintiefung<br/>des Metalimnions ein Eintrag von Cyanobakterien ins Epilimnion. In diesem<br/>Zeitraum waren jeweils lokale oberflächliche Massenansammlungen im Zürichsee<br/>zu beobachten. Dieses Phänomen trat in der noch laufenden Badesaison auf, was<br/>definitiv mit Sorge gesehen werden musste.

Licht- und Temperaturdaten zur Vorhersage Wir vermuten, dass diese epilimnetischen Einträge während der noch laufenden Badesaison in Zukunft häufiger werden. Unsere Daten zeigen, dass Lichtmessungen in Kombination mit Metalimnion-Daten als Parameter gut geeignet sind, um diese epilimnetischen Einträge vorauszusagen.



**Abbildung 24.** Zusammenhang zwischen Metalimnion, Lichtbedingungen und *Planktothrix rubescens* für das Jahr 2020. Messprofile *n*=36. **A)** Temperaturgradienten in 1m Schritten ( $\Delta^{\circ}$ C m<sup>-1</sup>) und Grenzen des Metalimnions (schwarze Linien). **B)** Die drei entscheidenden Lichtbedingungen sowie Tiefenverteilung von *P. rubescens* (in µg Chl *a* L<sup>-1</sup>). **C)** Vergleich der Metalimnion-Grenzen und der Lichtbedingungen. Rot hinterlegt ist jener Zeitraum im Hochsommer, wo *P. rubescens* teilweise ins turbulente Epilimnion gezwungen wurde.



**Abbildung 25.** Zusammenhang zwischen Metalimnion, Lichtbedingungen und *Planktothrix rubescens* für das Jahr 2021. Messprofile *n*=26. **A)** Temperaturgradienten in 1m Schritten ( $\Delta^{\circ}$ C m<sup>-1</sup>) und Grenzen des Metalimnions (schwarze Linien). **B)** Die drei entscheidenden Lichtbedingungen sowie Tiefenverteilung von *P. rubescens* (in µg Chl *a* L<sup>-1</sup>). **C)** Vergleich der Metalimnion-Grenzen und der Lichtbedingungen. Rot hinterlegt ist jener Zeitraum im Hochsommer, wo *P. rubescens* teilweise ins turbulente Epilimnion gezwungen wurde.

rate

#### 6. Kumulative Gesamtbiomasse von Planktothrix rubescens

#### 6.1 Jährliche Abnahme und Wiederaufbau der Population

- Effekt der Zusammenbrüche der P. rubescens Population im Zürichsee konnten bereits vor Durchmischung 2019 und 2021 beobachtet werden (Abb. 26A). Betrachtet man die kumulative Gesamtbiomasse über die letzten 13 Jahre, so sieht man nach der Frühjahrstiefenmischung in den Jahren 2010, 2012, 2013, 2019 und 2021 eine starke Abnahme der Population, bis fast an die Detektionsgrenze. In den Jahren 2010, 2013 und 2021 wuchs die Population bereits nach kurzer Zeit wieder stark an, während sie sich 2012 und 2019 erst sehr spät erholte. Der Effekt der Tiefenmischung ist aber generell in allen Jahren anhand der abnehmenden Gesamtbiomasse im Frühjahr beobachtbar.
- Überlebensrate Interessant wird es, wenn man den Anteil der Population, welcher die im Frühjahr Tiefenmischung überlebt hat (schwarze Linie und Punkte in Abb.26C), in Relation zu dem folgenden Maximum setzt (grüne Linien und Punkte Abb.26C). Nehmen wir als Beispiel das Jahr 2010: Im Frühling 2010 nahm die Population bis auf 1.6% des vorherigen Winter-Maximums ab.

Dieser kleine Anteil der Population, welcher überlebt hatte, machte allerdings auch nur 1.8% des folgenden Winter-Maximums aus. Die Population hat sich demensprechend komplett erholt und wieder eine ähnlich hohe Biomasse wie im Vorjahr erreicht. Erstaunlicherweise wuchs die Population in den Jahren am stärksten, in denen die Frühjahrspopulationen am geringsten waren (2010, 2012, 2013, 2019 und 2021).

Im Jahr 2022 hat circa 33% des vorhergehenden Maximums die Frühjahrsdurchmischung überlebt.

Sehr schwache In Jahren, in denen grosse Anteile der Winterpopulation die Tiefenmischung Durchmischungen überlebt haben, war auch ein verhältnismässig geringeres Wiederanwachsen zu und Überlebensbeobachten (Abb.26A und 27A). Abbildung 27 zeigt den gleichen Datensatz, allerdings nur für den Zeitraum von 2019 bis 2022. So haben im Jahr 2020 ganze 50% der Population die Tiefenmischung überlebt. In Folge erreichte die Population ihr Maximum aber bereits im September 2020 und nicht wie üblich erst im Dezember oder sogar Januar des Folgejahres (Abb.27). Nach dem Erreichen des Populations-Maximums nahm die Population stetig ab und erholte sich auch im Winter 2020/2021 nicht mehr. Diese Beobachtung sprach stark für eine Nährstofflimitierung im Verlauf des Jahres 2020.

> Diese Beobachtung konnte für das Jahr 2022 nicht mehr bestätigt werden. Zum einen überlebte ein relativ grosser Anteil von 33% die Durchmischung. Anders als im Jahr 2020 war jedoch im Herbst ein kontinuierliches starkes Wachstum zu beobachten, welches zumindest bis Januar 2023 anhielt (Abb.27). Im Januar 2023 betrug die kumulative Biomasse bereits 20 Tonnen Chlorophyll a. Inwieweit dieses starke Wachstum auf die hohen epilimnetischen Wassertemperaturen im Herbst zurückzuführen ist, bleibt offen.



Abbildung 26. A) Kumulative Gesamtmenge an *P. rubescens* spezifischem Chlorophyll *a* in Tonnen für den Zürichsee von 2009 bis 2022. B) Prozentuelle Aufteilung dieser Gesamtmenge über 20m Tiefenstufen. C) Jährliche Veränderungen in der Populationsgrösse von *P. rubescens*. Die schwarzen Linien zeigen die Abnahme des Maximums in den Wintermonaten bis zum Minimum im Frühjahr. Die grünen Linien zeigen das Wachstum bis zum nächsten Maximum und zeigen zudem an, wie gross bereits die Startpopulation bezgl. des kommenden Maximums war. Für Details siehe Knapp *et al.* (2021).



Abbildung 27. A) Kumulative Gesamtmenge an *P. rubescens* spezifischem Chlorophyll *a* in Tonnen für den Zürichsee von 2019 bis 2022. B) Prozentuelle Aufteilung dieser Gesamtmenge über 20m Tiefenstufen. C) Jährliche Veränderungen in der Populationsgrösse von *P. rubescens*. Die schwarzen Linien zeigen die Abnahme des Maximums in den Wintermonaten bis zum Minimum im Frühjahr. Die grünen Linien zeigen das Wachstum bis zum nächsten Maximum und zeigen zudem an, wie gross bereits die Startpopulation bezgl. des kommenden Maximums war. Für Details siehe Knapp *et al.* (2021).

#### 7. Analyse der Gasvesikel-Genotypen und Microcystin-HA Mutanten

#### 7.1 Saisonalität der Genotypen

Drei dominante Gasvesikel sind intrazelluläre, Gas gefüllte zylindrische Strukturen welche Auftrieb GV-Genotypen verschaffen und P. rubescens dadurch ermöglichen, sich aktiv vertikal in der Wassersäule zu bewegen (Pfeifer 2012, Walsby 1994). Für den Zürichsee wurden drei Gasvesikel Genotypen nachgewiesen (Beard et al. 1999). Diese produzieren Gasvesikel welche einem maximalen Druck entsprechend einer Durchmischungstiefe von ca. 80m für GV1, 70m für GV 2 und 100m für GV3 widerstehen können (Bright & Walsby 1999). GV1 und GV2 produzieren grössere Gasvesikel mit stärkerem Auftrieb aber weniger Widerstandskraft gegen Druck. Die Gasvesikel von GV3 sind viel kleiner und stabiler, aber auch kostenintensiver da mehr von ihnen für einen genügend grossen Auftrieb benötigt werden. Es scheint sich für P. rubescens ein trade-off zu ergeben, weshalb schon früh vermutet wurde, dass es eine saisonale Dynamik der verschiedenen Genotypen geben könnte. Dabei wird ein höherer Anteil des stärkeren GV3 nach der Durchmischung im Frühling erwartet, gefolgt von einer relativen Zunahme des schwächeren **GV2** bis in den Winter.

GV Genotypen-Dynamik im Jahresverlauf

Mit den Einzelfilament Analysen konnten wir diese Annahme für das Jahr 2019 und 2021 bestätigen. In beiden Jahren war der relative Anteil des schwächeren Gasvesikel-Genotypen **GV2** nach der Durchmischungsphase am geringsten. Vom Frühling bis in den Herbst nahm dessen Anteil an der Population während der Wachstumsphase im Metalimnion signifikant mehr zu als der stärkere **GV3** (Abb.28A). Für das Jahr 2020 hingegen ist keine saisonale Dynamik der GV-Genotypen feststellbar. Der relative Anteil **GV2** an der Population schwankt nur wenig über den Jahresverlauf bis in den Winter. Während des gesamten Untersuchungszeitraums konnten wir kein **GV1** Signal detektieren.

Wie in Kapitel 6 beschrieben, unterscheiden sich die untersuchten Jahre nicht nur in der Dynamik der GV-Genotypen, sondern auch in der Entwicklung der Gesamtbiomasse (Abb.27A). Im Jahr 2019 und 2021 kam es zu einem starken Populationsrückgang im Frühling. In 2019 war die sehr späte Entstehung eines stabilen Metalimnions mit dem Fehlen eines geeigneten Lichtklimas für den Zusammenbruch verantwortlich. In 2021 hingegen kam es aufgrund einer ausgeprägten Tiefenmischung bis über 120m zum Populationsrückgang im Frühling. Im Gegensatz dazu hat im Jahr 2020 über 50% der *P. rubescens* Population die Durchmischungsphase überstanden und sich im Frühling im Metalimnion eingeschichtet (Abb.27C). Im Vergleich zu 2019 und 2021 hatte die Population bereits am Beginn der metalimnetischen Wachstumsphase 2020 eine aussergewöhnlich hohe Populationsdichte. Zudem war das Wiederanwachsen der Population in diesem Jahr deutlich weniger ausgeprägt.

Effekt der Durchmischung auf die GV-Genotypen-Dynamik

Betrachtet man die Dynamik der GV-Genotypen über den gesamten Beobachtungszeitraum ist zu erkennen, dass der Anteil GV2 nach der Durchmischung in jedem Jahr abnimmt (Abb.28A). Diese Abnahme ist jedoch nur für die Durchmischung im Frühling 2020 signifikant. Auch wenn es im Frühjahr 2020 keine Holomixis gab, wurden die Planktothrix Filamente während der Durchmischung dennoch bis auf 86m Tiefe gedrückt. Der in dieser Tiefe herrschende Druck ist ausreichend, um die Gasvesikel des GV2, nicht aber des GV3 Genotypen kollabieren zu lassen. In 2021 reichte die Durchmischung auf über 120m und grosse Anteile der Population befanden sich unter der für GV2 kritischen 70m Grenze (Abb.28B). Der hydrostatische Druck in diesen Tiefen lässt neben GV2 auch die stärkeren Gasvesikel des GV3-Genotyps kollabieren. Dies und der ohnehin schon geringe Anteil an GV2 im Herbst und Winter 2020 können erklären, warum die relative Abnahme von GV2 im Frühling 2021 nicht signifikant war. Im Frühjahr 2022 wurde ein Grossteil der Filamente auf knapp 100m Tiefe gedrückt, was wiederum die GV2 Subpopulation stärker beeinträchtigte als GV3 und zur beobachteten Abnahme des relativen GV2 Anteils führte (Abb.28A). Die fehlende statistische Signifikanz dieser Abnahme kann an der neuen Beprobungsstrategie liegen. Seit November 2021 wird an weniger Zeitpunkten, dafür eine höhere Anzahl Filamente mithilfe von Durchflusszytometrie beprobt, was zu einer anderen Datenstruktur führt.





Abbildung 28. Saisonale Entwicklung für den Zeitraum Februar 2019 bis Mai 2022 A) im Verhältnis des schwächeren Gasvesikel-Genotypen GV2 zum stärkeren GV3 (Boxplot) und der Durchmischungstiefe (rote Linie). Die Punkte repräsentieren die Daten der einzelnen Beprobungen, farblich aufgeteilt nach Saison. Ein höherer Wert bedeutet eine relative Zunahme des schwächeren Gasvesikel-Genotypen GV2 in der Population. Die schwarzen Balken repräsentieren signifikante Unterschiede zwischen den Saisonen (Signifikanzniveau: \*p<0.05, \*\*p<0.01, \*\*\*p<0.001). B) Entwicklung der Verteilung des *P. rubescens* spezifischen Chlorophylls. Zusätzlich eingezeichnet sind die Tiefen, oberhalb welcher sich 50% respektive 70% und 90% der Population befinden (berechnet anhand der Gesamtbiomasse). Die gestrichelte graue Linie markiert die Tiefe, bis zu welcher die Gasvesikel des schwächeren Genotypen GV2 intakt bleiben.

Einflussfaktoren auf die GV-Dynamik Wie bereits im AWEL Bericht (2019) gezeigt, hat sich die Häufigkeit der Genotypen in den letzten Jahrzehnten trotz häufiger auftretenden Teildurchmischungen zu Gunsten des stärksten Genotypen GV3 hin verändert. Auch nach der Analyse von weitern Einzelfilamenten ist GV1 allem Anschein nach komplett aus der Population verdrängt worden. Die beiden Extreme, GV3 mit Robustheit und GV2 mit den geringsten Kosten, sind wohl am vorteilhaftesten für P. rubescens im Zürichsee. Die bisher gewonnenen Daten zeigen, dass die Durchmischung im Zürichsee ein starker Selektionsfaktor zugunsten des stärkeren GV-Genotypen ist. Die Durchmischung ist allerdings nicht der einzige Faktor, der die GV-Genotypen-Dynamik beeinflusst. Der schwächere GV2 Genotyp scheint unter bestimmten Umweltbedingungen GV3 im Wachstum überlegen zu sein, was zu einer saisonalen Dynamik führt. Dafür spricht auch die fehlende Saisonalität im Jahr 2020. In diesem Jahr bereits anfangs Wachstumsphase herrschten der atypische Umweltbedingungen für P. rubescens. Die hohe Überlebensrate führte zu einer hohen Populationsdichte, was unter anderem auch das Lichtklima beeinflusste. Es herrschte eine höhere innerartliche Konkurrenz um limitierende Ressourcen wie Licht und Nährstoffe. Neben der Durchmischung scheint es also weitere Selektionsfaktoren zu geben, welche die GV-Genotypen verschieden stark beeinflussen.

#### Kein Zusammenhang der mcyHA und GV Dynamik

Eine saisonale Dynamik wird auch für die Häufigkeit der nicht-toxischen Mutationen vermutet, da diese Genotypen wahrscheinlich indirekt über ökologische Merkmale wie z.B. die Gasvesikelstärke selektiert werden. Garneau *et al.* (2015) fand für das Jahr 2015 tatsächlich ein saisonales Muster der mcyHA Mutation. PCR-Analysen der von uns beprobten Filamente bezüglich der mcyHA Mutation haben eine ähnliche Saisonalität für das Jahr 2019 gezeigt (AWEL Bericht, 2021). Weiterführende Analysen von insgesamt 1542 Filamenten (jeweils 771 pro GV-Genotyp) über den gesamten Beprobungszeitraum zeigten aber keinen Zusammenhang zwischen der mcyHA Mutation und einem bestimmten GV-Genotyp. Variationen in der GV-Genotypen Zusammensetzung durch sich verändernde Umweltbedingungen haben somit keinen direkten Einfluss auf die Häufigkeit der nicht toxischen mcyHA Mutante.

FazitDie neuen Erkenntnisse deuten darauf hin, dass die Populationsdynamik von P.<br/>rubescens im Zürichsee auch durch innerartliche Variabilität der Eigenschaften<br/>eines Filaments geformt wird. So sind die Überlebenswahrscheinlichkeit während<br/>der Durchmischung und die kompetitiven Fähigkeiten während der thermischen<br/>Schichtungsphase durch den Gasvesikel-Genotyp eines P. rubescens Filaments<br/>beeinflusst. Verschiedene Genotypen (Subpopulationen) mit unterschiedlichen<br/>Eigenschaften sind somit an unterschiedliche Umweltbedingungen angepasst.<br/>Diese innerartliche Diversität kann P. rubescens nicht nur dabei helfen mit den sich<br/>verändernden Umweltbedingungen klarzukommen, sondern auch sich in neuen<br/>Habitaten anzusiedeln.

#### Aktuelle Publikationen zum Zürichsee & Planktothrix:

- Fernández Castro B, Sepúlveda Steiner O, Knapp D, Posch T, Bouffard D & Wüest A (2021) Inhibited vertical mixing and seasonal persistence of a thin cyanobacterial layer in a stratified lake. *Aquatic Sciences* **83**(2):38
- Knapp D, Fernández Castro B, Marty D, Loher E, Köster O, Wüest A & Posch T (2021) The red harmful plague in times of climate change: Blooms of the cyanobacterium *Planktothrix rubescens* triggered by stratification dynamics and irradiance. *Frontiers in Microbiology* **12**:2366. doi: 10.3389/fmicb.2021.705914
- Knapp D & Posch T (2021) Burgunderblutalge im Zürichsee. Populationsdynamik und Einfluss des Klimawandels. Aqua & Gas 4:14-21
- Posch T & Knapp D (2020) Sonden-basiertes und genetisches Monitoring von *Planktothrix rubescens* (Burgunderblutalge) im Zürichsee Zwischenbericht für das Jahr 2019. Forschungsarbeit für das AWEL (Amt für Abfall, Wasser, Energie und Luft). 22pp.
- Posch T & Knapp D (2021) Sonden-basiertes und genetisches Monitoring von *Planktothrix rubescens* (Burgunderblutalge) im Zürichsee Zwischenbericht für das Jahr 2020. Forschungsarbeit für das AWEL (Amt für Abfall, Wasser, Energie und Luft). 27pp.
- Posch T & Knapp D (2022) Sonden-basiertes und genetisches Monitoring von *Planktothrix rubescens* (Burgunderblutalge) im Zürichsee. Bericht für das Jahr 2021 und Vergleich zu 2019 2020. Forschungsarbeit für das AWEL (Amt für Abfall, Wasser, Energie und Luft). 36pp.

#### Zitierte Literatur:

- Beard SJ, Handley BA, Hayes PK & Walsby AE (1999) The diversity of gas vesicle genes in *Planktothrix rubescens* from Lake Zürich. *Microbiology* **145**: 2757-2768.
- Bright DI & Walsby AE (1999) The relationship between critical pressure and width of gas vesicles in isolates of *Planktothrix rubescens* from Lake Zürich. *Microbiology* **145**: 2769-2775.
- Chen Q, Christiansen G, Deng L & Kurmayer R (2016) Emergence of nontoxic mutants as revealed by single filament analysis in bloom-forming cyanobacteria of the genus *Planktothrix*. *BMC Microbiology* **16(1)**: 23.
- Garneau M-È, Posch T & Pernthaler J (2015) Seasonal patterns of microcystin-producing and non-producing *Planktothrix rubescens* genotypes in a deep pre-alpine lake. *Harmful Algae* **50**:21-31.
- Kurmayer R, Deng L & Entfellner E (2016) Role of toxic and bioactive secondary metabolites in colonization and bloom formation by filamentous cyanobacteria *Planktothrix*. *Harmful Algae* **54**: 69-86.
- Ostermaier V, Schanz F, Köster O & Kurmayer R (2012) Stability of toxin gene proportion in red-pigmented populations of the cyanobacterium *Planktothrix* during 29 years of re-oligotrophication of Lake Zürich. *BMC Biology* **10**: 100.
- Örn CG (1980) Die Sauerstoffverhältnisse im Zürichsee (Untersee) von 1937 bis 1975 und ihre Beeinflussung durch meteorologische Faktoren. *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft Zürichsee* **125**: 259-364.
- Pfeifer F (2012) Distribution, formation and regulation of gas vesicles. *Nature Reviews Microbiology* **10**: 705-715.
- Posch T, Köster O, Salcher MM & Pernthaler J (2012) Harmful filamentous cyanobacteria favoured by reduced water turnover with lake warming. *Nature Climate Change* **2**: 809-813.
- Walsby AE (1994) Gas vesicles. Microbiology and Molecular Biology Reviews 58: 94–144.
- Walsby AE, Avery A & Schanz F (1998) The critical pressure of gas vesicles in *Planktothrix rubescens* in relation to the depth of winter mixing in Lake Zürich, Switzerland. *Journal of Plankton Research* **20**: 1357-1375.
- Walsby AE, Ng G, Dunn C & Davis AP (2004) Comparison of the depth where *Planktothrix rubescens* stratifies and the depth where the daily insolation supports its neutral buoyancy. *New Phytologist* **162**: 133-145.
- Walsby AE & Jüttner F (2006) The uptake of amino acids by the cyanobacterium *Planktothrix rubescens* is stimulated by light at low irradiances. *Microbial Ecology* **58**: 14-22.
- Yankova Y, Neuenschwander S, Köster O & Posch T (2017) Abrupt stop of deep water turnover with lake warming: Drastic consequences for algal primary producers. *Scientific Reports* **7**: 13770.