

Zeitschrift: Regio Basiliensis : Basler Zeitschrift für Geographie
Herausgeber: Geographisch-Ethnologische Gesellschaft Basel ; Geographisches Institut der Universität Basel
Band: 63 (2022)
Heft: 1

Artikel: Wie beeinflussen Umweltveränderungen Ökosysteme, Artverbreitungen und Biodiversität? : Paläoökologische und biogeographische Studien bieten Antwort
Autor: Heiri, Oliver / Fumetti, Stefanie von
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1088053>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 17.04.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Wie beeinflussen Umweltveränderungen Ökosysteme, Artverbreitungen und Biodiversität? – Paläoökologische und biogeographische Studien bieten Antworten

Oliver Heiri und Stefanie von Fumetti

Zusammenfassung

Die Forschungsgruppe Geoökologie untersucht die Beziehung von Organismen, Ökosystemen und Populationen zu ihrer Umwelt auf unterschiedlichen zeitlichen und räumlichen Skalen. Ziel dieser Studien ist, zu einem verbesserten Verständnis dieser biotischen Systeme und ihrer Reaktion auf Umweltveränderungen beizutragen, was auch die Vorhersage der Auswirkungen zukünftiger Umweltveränderungen auf Ökosysteme, Artverbreitungen und Biodiversität erleichtern wird.

1 Einleitung

Wie beeinflussen Umweltveränderungen Biodiversität, Artverbreitungen und Populationen von Organismen? Das ist eine Schlüsselfrage für das Verständnis der Auswirkungen aktueller Umweltprobleme auf unsere Landschaften und Ökosysteme. Und umgekehrt, kann der Zustand von Ökosystemen, Lebensgemeinschaften und Populationen Informationen über vorherrschende Umweltbedingungen liefern? Diese Frage ihrerseits ist relevant bei der Entwicklung von ökologischen Umweltindikatoren. Solche Indikatoren erlauben im Rahmen des *Biomonitoring* Aussagen über den Gütezustand und Beeinflussungsgrad von Ökosystemen aber auch anhand von paläoökologischen Rekonstruktionen Einblicke in die langfristige Entwicklung vergangener Umweltbedingungen. Zentral ist für beide Fragestellungen die Beziehung zwischen Organismen und ihrer Umwelt, welche durch die Forschungsgruppe Geoökologie in ihren Forschungs- und Lehraktivitäten aus unterschiedlichen Perspektiven betrachtet wird. Diese Tätigkeiten konzentrieren sich einerseits auf Quell- und Fließgewässerökosysteme, welche zunehmend durch Quelfassungen, Verschmutzung mit Umweltgiften und anderen Abfallstoffen sowie die zukünftige Klimaerwärmung bedroht werden. Andererseits werden Seen als Ökosysteme sowie die Umweltgeschichte von Seen und ihres Umlandes anhand von in Seesedimenten enthaltenen Mikrofossilien unter-

Adresse des Autors und der Autorin: Oliver Heiri und Stefanie von Fumetti, Forschungsgruppe Geoökologie, Universität Basel, Klingelbergstrasse 27, CH-4056 Basel; E-Mail: oliver.heiri@unibas.ch, E-Mail: stefanie.vonfumetti@unibas.ch

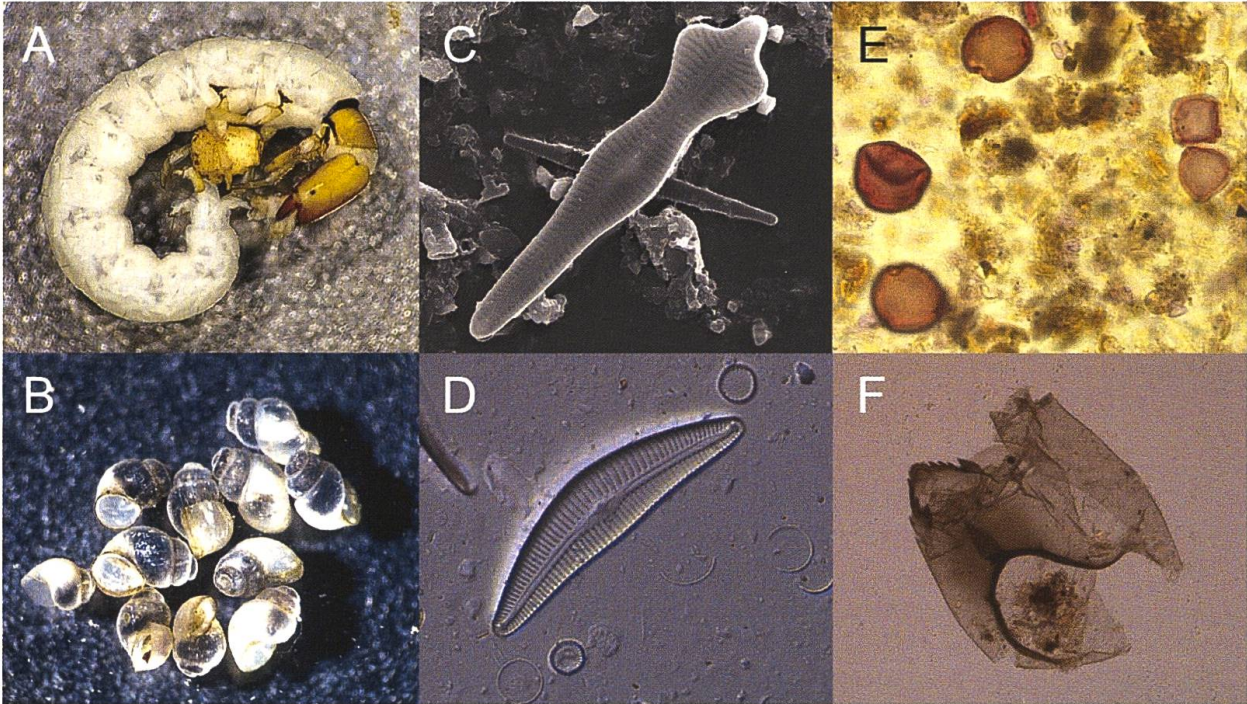


Abb. 1 Beispiele der durch die Forschungsgruppe Geoökologie untersuchten Indikatorgruppen aus Quell-ökosystemen (A-B) und Seesedimenten (C-F). A: Köcherfliegenlarve, B: quelltypische aquatische Schnecken der Gattung *Bythinella*, C: Elektronenmikroskopaufnahme einer Diatomeenschale, D: Lichtmikroskopaufnahme einer Diatomeenprobe, E: Lichtmikroskopaufnahme einer Pollenprobe, F: Fossile Kopfkapsel einer Chironomidenlarve. (Quellen: A-B freundlicherweise von Julien Sentieiro Marques, C-D von Ieva Grudzinska-Lichtberga, E von Fabian Rey und F von Pierre Lapellegerie zur Verfügung gestellt.)

sucht (Abb. 1). Solche paläoökologischen Untersuchungen erlauben es festzustellen, wie stark (und seit wann) menschliche Aktivitäten verschiedene Ökosysteme beeinflusst haben, was der natürliche Grundzustand vor der menschlichen Beeinflussung war und wie schnell sich solche Ökosysteme in der Vergangenheit von Störungen erholten. Indirekt lässt sich anhand solcher Ansätze auch rekonstruieren, wie sich Umweltbedingungen in und um Seen herum über die Jahrhunderte verändert haben, z. B. mithilfe von spezifischen Indikatorgruppen für Veränderungen in Wasserchemie oder Temperaturbedingungen.

2 Quell- und Fließgewässerökologie

Quellen sind einzigartige Lebensräume an der Schnittstelle zwischen Grundwasser und Oberflächenwasser. Ökologisch gesehen sind sie Übergangsbereiche, sogenannte Ökotone (Cantonati et al. 2006). Sie werden von verschiedensten Faunenelementen besiedelt. Grundwasserorganismen nutzen zum Beispiel das Nahrungsangebot in Quellen in der Nacht. Ein Teil der aquatischen Invertebraten in Quellen besiedelt die Grenzflächen im feuchten Übergangsbereich zwischen Wasser und Land, während andere selbst auf dünnen Wasserfilmen in leicht mit Wasser überrieselten Flächen auf Moospolstern oder Felsen zu finden sind. Einige Arten, die sogenannten *krenobionten* Quellorganismen, sind streng an Quellen gebunden, während *Krenophile* auch in Quellen, aber ebenfalls in den aus ihnen entspringenden Quellbächen zu finden sind. Warum aber sind Krenobionte so eng an den Lebensraum Quelle gebunden? Ihnen bieten sich in Quellen vergleichsweise stabile Lebensraumbedingungen. So haben Quellen, die von Tiefengrundwasser ge-

spiesen werden, relativ konstante Wassertemperaturen. Auch die Schüttung schwankt wenig im Vergleich zu tiefer gelegenen Bachabschnitten. Dies macht sie insbesondere für stenöke Organismen attraktiv, also Organismen, die an geringe Schwankungen der Umweltbedingungen angepasst sind. In der Regel sind Quelllebensgemeinschaften eher individuenarm, aber divers (Cantonati et al. 2006). Auch die grosse strukturelle Vielfalt von Quellen führt zu einer hohen Biodiversität auf kleinem Raum. Deswegen leisten Quellen einen grossen Beitrag zur biologischen Vielfalt auf Landschaftsebene.

Trotz ihrer Bedeutung für die Biodiversität sind Quellen sehr gefährdete Lebensräume. Vom Menschen seit jeher als Trinkwasserquelle für Mensch und Vieh genutzt, wurden sie vielerorts gefasst, drainiert oder gar trockengelegt. So sind im Schweizer Jura zum Beispiel nahezu 90 % der Quellen im 20. Jahrhundert verschwunden, gefasst oder verdolt worden (Zollhöfer 1997). Die wenigen noch naturnahen Quellen gilt es daher konsequent zu erhalten und zu schützen.

Projekte der Forschungsgruppe Geoökologie, welche sich mit Quellen- und Fliessgewässerökologie beschäftigen, versuchen zu erfassen, wie sich der Klimawandel auf Quellen und Quellbäche auswirken könnte. Die Anpassungsfähigkeit quelltypischer Arten der Mittelgebirge an steigende Wassertemperaturen ist dabei vermutlich höher als bisher angenommen (Ebner et al. 2019, 2020). In den Alpen könnten die erwarteten Veränderungen des Temperatur- und Schüttungsregimes gravierendere Auswirkungen auf die häufig an Kälte adaptierten Arten haben. Hierzu wurde 2019 im Schweizerischen Nationalpark (SNP) und im UNESCO Biosphärengebiet Engadin Val Müstair ein Langzeitprojekt lanciert. Es sollen ausgewählte Quellen und Quellbäche über 20 Jahre oder länger beprobt werden, um Antworten darauf zu erhalten, ob der Klimawandel die Hydrogeologie und die Lebensgemeinschaften in den untersuchten Habitaten beeinflusst. Hierfür werden auch moderne Biomonitoring-Methoden zum Einsatz kommen, wie zum Beispiel Analysen der Umwelt-DNA (eDNA) in Wasserproben. In einer ersten Studie wurde kürzlich der Nachweis von Indikator-Arten mittels solcher eDNA-Proben mit konventionellen Sammlungsmethoden verglichen (Blattner et al. 2021). Der Vergleich ergab eine sehr gute Übereinstimmung der Resultate. In den untersuchten Quellen konnten typische Arten wie zum Beispiel die Steinfliege *Dictyogenus fontium* oder auch die Wassermilbe *Partnunia steinmanni* mittels eDNA in Wasserproben zuverlässig nachgewiesen werden (Abb. 2). Dieser Ansatz hat im Vergleich mit konventionellen Beprobungsmethoden den Vorteil, dass die Quellen weniger gestört werden, da nur Wasserproben und nicht lebende Organismen in den verschiedenen Mikrohabitaten entnommen werden.

Biogeographisch besonders von Bedeutung ist die Frage nach der Isolation von Lebensräumen. Hierfür sind Quellen exzellente Modellökosysteme. Können Quellen im Sinne von MacArthur & Wilson (1967) als isolierte aquatische Inselhabitate in einer terrestrischen Umgebung gesehen werden? Erste Untersuchungen im Schweizerischen Nationalpark deuteten eher darauf hin, dass für die (Un)ähnlichkeit von Quell-Lebensgemeinschaften in benachbarten Quellen Unterschiede in den Umweltvariablen wichtiger sind als die räumliche Isolation (von Fumetti & Blattner 2017). Eine vertiefte Analyse der quelltypischen Wassermilbe *Partnunia steinmanni* zeigte hingegen eine starke genetische Isolation einzelner Populationen in den Alpen auf (Blattner et al. 2022). Dies weist zumindest für alpine Lebensräume auf einen insulären Charakter von Quellen hin. In Zukunft gilt es nun zu untersuchen, ob auch mobilere quelltypische Arten, zum Beispiel innerhalb der Köcherfliegen, eine ähnlich starke genetische Isolation ihrer Populationen zeigen.

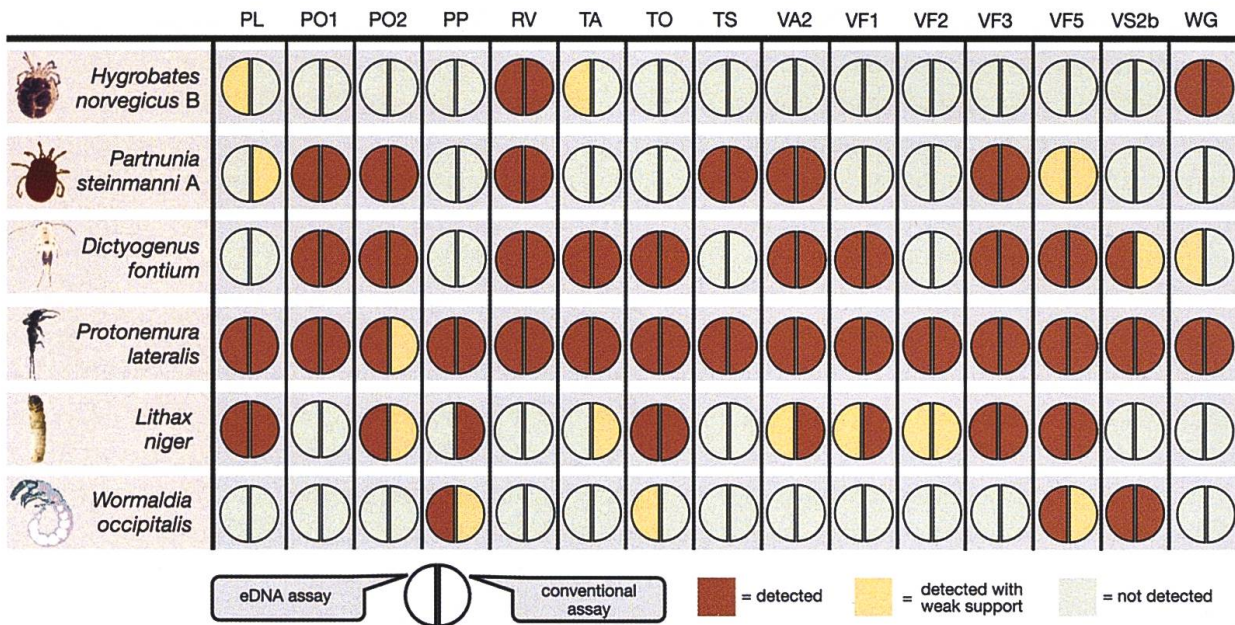


Abb. 2 Nachweis von Indikatorarten in 15 Quellen im Schweizerischen Nationalpark mit Hilfe von konventionellen Beprobungsmethoden (Beprobieren verschiedener Habitate mit Netzen und Bestimmung der Arten unter dem Mikroskop) und der Analyse von Umwelt-DNA im Quellwasser (Blattner et al. 2021). Die Abbildung zeigt, ob die verschiedenen Arten mithilfe konventioneller Methoden (*conventional assay*) oder Umwelt-DNA (*eDNA assay*) in den untersuchten Quellen nachgewiesen wurden (*detected* = Art nachgewiesen, *detected with weak support* = Art nachgewiesen, aber Nachweis mit Unsicherheit behaftet, *not detected* = Art nicht nachgewiesen). (Quelle: In Blattner et al. [2021] veröffentlicht unter einer CC-BY-NC-ND 4.0 Lizenz [<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>] und hier verwendet mit Bewilligung von Elsevier und der Autoren).

3 Langfristige Ökosystemveränderungen

Seesedimente sind natürliche Umweltarchive, in denen Spuren und Überreste der vergangenen Entwicklung von Seen und ihres Umlandes enthalten sind. Überreste von bestimmten Organismengruppen bleiben besonders gut und zahlreich in Seesedimenten als Mikrofossilien erhalten, so z. B. Blütenstaub (Pollen) von windbestäubten Pflanzenarten, Aussenhüllen (Frusteln) von Kieselalgen (Diatomeen) oder Aussenskelett-Teile von aquatischen wirbellosen Tieren (Abb. 1). Der Erhaltungszustand dieser Überreste erlaubt in vielen Fällen eine Bestimmung der Tier- oder Pflanzengruppe, von der sie stammen, oft sogar bis auf die Art oder Artengruppe. Dies ermöglicht es wiederum zu rekonstruieren, welche Arten, Gattungen oder Morphotypen einer Organismengruppe in welcher Häufigkeit in einem See oder in seinem Umland vorgekommen sind. Verschiedene verlässliche Methoden zur Schätzung des Ablagerungsalters von Sedimentschichten stehen zur Verfügung (z. B. basierend auf der Analyse von ^{137}Cs , ^{210}Pb oder ^{14}C). So können anhand von Sedimentproben vergangene Variationen von Artzusammensetzungen zeitlich eingeordnet und anhand der Ökologie der bestimmten Mikrofossiliengruppen detaillierte Rekonstruktionen von Ökosystem-Veränderungen erarbeitet werden.

Ein klassisches Beispiel dieses Ansatzes ist die Rekonstruktion von Vegetationsveränderungen anhand von Pollen in Seesedimenten. Pollenkörner bleiben dort in hervorragendem Zustand erhalten und können mit geeigneten Methoden aufbereitet, angereichert und unter dem Mikroskop

gen von Artzusammensetzungen sind auch für Seeökosysteme möglich, da auch Überreste von verschiedenen aquatischen Organismen Rekonstruktionen des Artenspektrums in Seen erlauben. So untersuchen z. B. laufende Arbeiten der Forschungsgruppe Geoökologie vergangene Veränderungen der Invertebratenfauna und Diatomeenflora von Tieflandseen, um sich ändernde Artzusammensetzung über Jahrzehnte bis Jahrtausende infolge klimatischer, aber vor allem auch menschlicher Einflüsse zu rekonstruieren (z. B. *Toth et al. 2019*). Andere Projekte beschäftigen sich mit den jüngsten Sedimentablagerungen in Gebirgsseen, um anhand von rekonstruierten Änderungen der Kieselalgen-, aquatischen Insekten- und Wasserfloh-Gesellschaften zu verstehen, wie sich die ausgeprägte Klimaerwärmung in den vergangenen Jahrzehnten auf das Artenspektrum dieser Ökosysteme ausgewirkt hat.

4 Rekonstruktion vergangener Umweltbedingungen

Für verschiedene Organismengruppen, welche in Seesedimenten als Mikrofossilien erhalten bleiben, ist die Artverteilung stark durch die vorherrschenden Umweltbedingungen beeinflusst. So verändert sich zum Beispiel das Artenspektrum und die Häufigkeit von Kieselalgen in Seen mit Veränderungen in der Wasserchemie. Mikroskopische Analysen von in Seesedimenten enthaltenen Kieselalgeschalen können daher gebraucht werden, um vergangene Veränderungen des Säuregrads (pH) oder der Pflanzennährstoffkonzentrationen in Seen zu rekonstruieren (*Smol & Stoermer 2010*). Die Verbreitung anderer Gruppen, wie zum Beispiel diejenige von Zuckmückenlarven, ändert sich stark mit wechselnden Temperaturbedingungen. Zuckmückenfossilien können in Seen, welche nicht stark durch menschliche Aktivitäten überprägt worden sind, daher Informationen über vergangene Temperaturveränderungen liefern (*Eggermont & Heiri 2012*). Die Beziehung zwischen Umweltbedingungen und der Zusammensetzung von solchen fossilen Vergesellschaftungen kann stark genug sein, dass anhand von fossilen Proben mithilfe numerischer Modelle (sogenannter *Transferfunktionen*) quantitative Schätzungen von vergangenen Nährstoffkonzentrationen oder Temperaturbedingungen erarbeitet werden können. In einem ersten Schritt umfasst dieser Ansatz üblicherweise das Untersuchen der Beziehung zwischen der Indikatorgruppe und der Umweltvariable in einem breit angelegten modernen Kalibrationsdatensatz, der die Umweltbedingungen abdeckt, die man mithilfe einer Transferfunktion rekonstruieren will. In einem zweiten Schritt werden dann multivariate numerische Methoden angewandt, um die Transferfunktion anhand des Kalibrationsdatensatzes zu rechnen und Schätzungen des Vorhersagefehlers zu erarbeiten. Rekonstruktionen der Umweltvariablen können dann für ein vergangenes Zeitintervall mithilfe der Transferfunktion und anhand von Analysen von Seesedimentproben geschätzt werden.

Eine interessante, kürzlich veröffentlichte Anwendung dieses Ansatzes ist die Rekonstruktion der Sommertemperaturentwicklung zu Beginn und in der mittleren Phase der letzten Eiszeit (der Würmeiszeit) anhand von in Seesedimenten enthaltenen fossilen Larvenüberresten von Zuckmücken (Chironomiden) (*Bolland et al. 2021*). In Mitteleuropa ist dieses Intervall von ca. 100'000 bis 50'000 Jahren vor heute geprägt vom Übergang von gemäßigten zu borealen Wäldern und schliesslich zu einer Tundravegetation, welche jüngste Abschnitte charakterisierte. Allerdings ist nach wie vor unklar, wie stark diese Vegetationswechsel durch Veränderungen der Sommer- oder Wintertemperatur oder der zunehmenden Trockenheit getrieben waren. Neue Resultate von Füraamoos, einer Schlüssellokalität zum Verständnis der würmeiszeitlichen Umweltveränderungen in Mitteleuropa, zeigen nun zwischen ca. 90'000 und 75'000 Jahren vor heute einen klaren Wechsel von Zuckmückenarten, welche relativ warme Klimabedingungen bevorzugen, zu Arten, welche typisch für kältere Bedingungen sind (*Bolland et al. 2021*). Werden die für diese Zuckmückenver-

gesellschaften wahrscheinlichsten Sommertemperaturwerte mithilfe einer Transferfunktion geschätzt, so führt dies zu einer deutlichen Abnahme der rekonstruierten Sommer-Temperaturen (Abb. 4). Dies deutet darauf hin, dass Vegetationsveränderungen in diesem Intervall mit einer ausgeprägten Abkühlung des Sommerklimas zusammenfielen und sich mindestens teilweise durch abnehmende Sommertemperaturen erklären liessen. Im Gegensatz dazu weisen rekonstruierte Temperaturwerte eher auf gleichbleibende oder leicht ansteigende Sommertemperaturen zwischen ca. 75'000 und 50'000 Jahren vor heute hin. Die weitere Zurückdrängung borealer Wälder in diesem Intervall kann daher, basierend auf diesen neuen Untersuchungen, nicht durch sinkende Sommertemperaturen erklärt werden, was eher Veränderungen der Wintertemperaturen, der Kontinentalität oder der Feuchtigkeitsverhältnisse als Ursache vermuten lässt. Mit ähnlichen Methoden wurden anhand von Mikrofossilien in Seesedimenten auch die ausgeprägte Erwärmung am Ende der letzten Eiszeit (z. B. *Bolland et al. 2020*) sowie die langfristigen Temperaturentwicklung während der jetzigen Wärmezeit, dem Holozän (ca. 11'500 Jahre vor heute bis Gegenwart), rekonstruiert (z. B. *Samartin et al. 2017*). Zusammen mit einer breiten Palette von anderen Methoden boten solche Rekonstruktionen auch die Grundlage zu einer kürzlich erschienenen Schätzung der globalen Temperaturentwicklung während der letzten 11'500 Jahre (*Kaufman et al. 2020*).

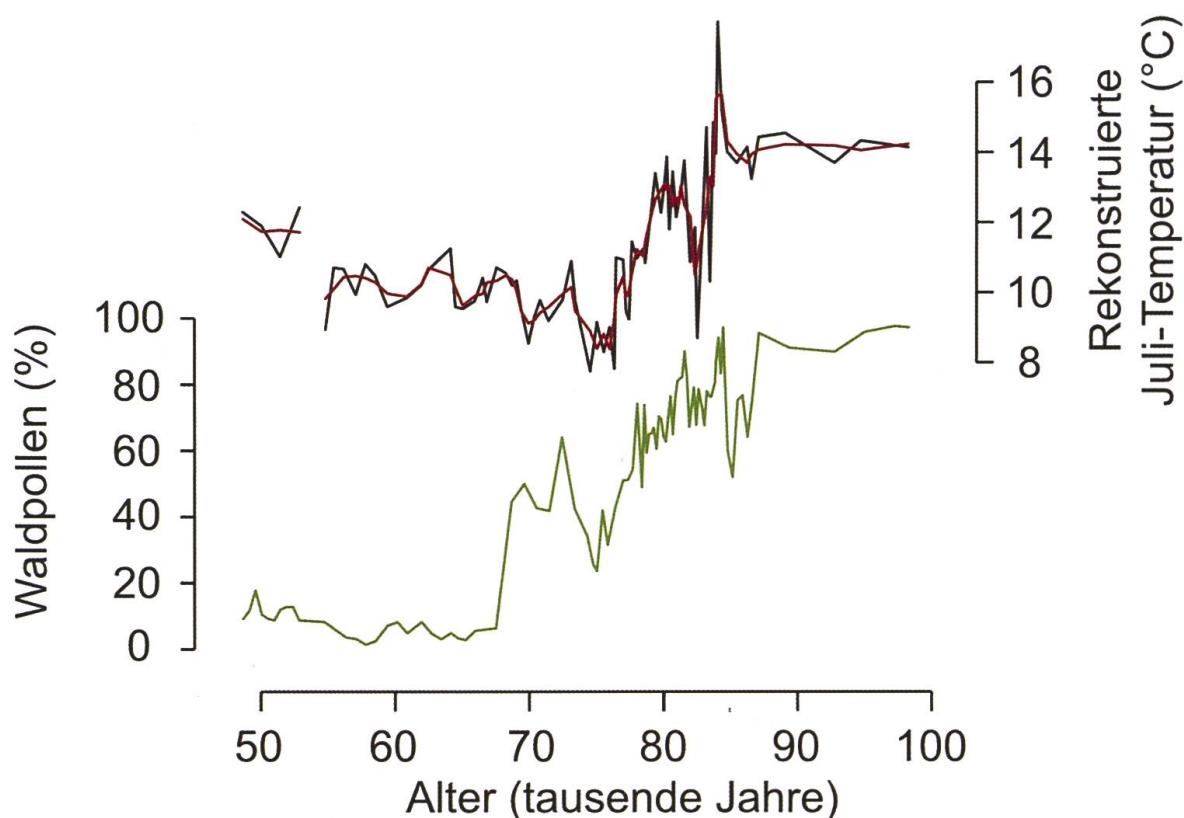


Abb. 4 Anhand von fossilen Überresten von Chironomidenlarven rekonstruierte gemittelte Juli-Temperaturen von Füramoos, Süddeutschland, verglichen mit Veränderungen in der Häufigkeit von Waldpollen (arborealer Pollen) in den untersuchten Seesedimenten. Der analysierte Abschnitt umfasst den Übergang von gemässigten zu borealen Wäldern und schliesslich Tundravegetation, welcher mit einer langfristigen Abnahme von Waldpollen im Profil zusammenfällt. Die Studie zeigt, dass nur der erste Teil dieser Abnahme mit sinkenden Sommertemperaturen zusammenfällt. Der Vorhersagefehler (*root mean square error of prediction*) der Rekonstruktion wurde auf 1.42 °C geschätzt. *Quelle: Bolland et al. 2021*

5 Fazit

Die hier präsentierten Ansätze und Beispiele zeigen, wie in der Forschungsgruppe Geoökologie die Beziehung von Arten, Populationen und Organismengruppen zu ihrer vergangenen und heutigen Umwelt aus unterschiedlichen Perspektiven untersucht wird, sowohl im Rahmen der Grundlagenforschung, aber auch in mehr angewandten Forschungszusammenarbeiten. Dies geschieht einerseits mit dem Ziel, verbesserte Grundlagen für das Verständnis dieser biotischen Systeme und vor allem ihrer Reaktion auf langfristige Umweltveränderungen zu erarbeiten. Andererseits zeigen paläoökologische Studien der Forschungsgruppe auch, wie sich Umweltbedingungen auf längeren Zeitskalen und vor systematischer Erfassung durch wissenschaftliche Studien oder andere Messkampagnen verändert haben. Diese Erkenntnisse tragen zu einem verbesserten Verständnis vergangener und heutiger Ökosystemzustände und -veränderungen, aber auch massgeblich zu einer verbesserten Vorhersage zukünftiger Umweltveränderungen bei.

Verdankungen

Wir bedanken uns bei Julien Sentieiro Marques, Ieva Grudzinska-Elsberga, Fabian Rey und Pierre Lapellegerie für die Verfügungsstellung der Fotografien in Abbildung 1. Abbildung 2 ist aus *Ecological Indicators* Band 129, Blattner L., Ebner J., Zopfi J., von Fumetti S., Targeted non-invasive bioindicator species detection in eDNA water samples to assess and monitor the integrity of vulnerable alpine freshwater environments, 107916, Copyright (2021), verwendet mit Bewilligung von Elsevier und den Autoren. Die Daten für Abbildung 3 stammen aus Rey et al. (2020) und für Abbildung 4 aus Bolland et al. (2021).

Literatur

- Bolland A., Rey F., Gobet E., Tinner W. & Heiri O. 2020. Summer temperature development 18,000-14,000 cal. BP recorded by a new chironomid record from Burgäschisee, Swiss Plateau. *Quaternary Science Reviews* 243: 106484.
- Bolland A., Kern O.A., Allstädt F.J., Peteet D., Koutsoendris A., Pross J. & Heiri O. 2021. Summer temperatures during the Last Glaciation (MIS 5c to MIS 3) inferred from a 50,000-year chironomid record from Füramoos, southern Germany. *Quaternary Science Reviews* 264: 107008.
- Blattner L., Ebner J., Zopfi J. & von Fumetti S. 2021. Targeted non-invasive bioindicator species detection in eDNA water samples to assess and monitor the integrity of vulnerable alpine freshwater environments. *Ecological Indicators* 129: 107916.
- Blattner L., Lucek K., Beck N., Berner D. & von Fumetti S. 2022. Intra-Alpine Islands: Population genomic inference reveals high degree of isolation between freshwater spring ecosystems. Accepted for Publication in *Diversity and Distributions* 28: 291–305.
- Cantonati M., Gerecke R. & Bertuzzi E. 2006. Springs of the Alps – sensitive ecosystems to environmental change: from Biodiversity assessments to long-term studies. *Hydrobiologia* 562: 59–96.
- Ebner J., Ritz D. & von Fumetti S. 2019. Comparative proteomics of stenotopic caddisfly *Crunoecia irrorata* identifies acclimation strategies to warming. *Molecular Ecology* 28: 4453–4469.
- Ebner J., Ritz D. & von Fumetti S. 2020. Abiotic and past climatic conditions drive protein abundance variation among natural populations of the caddisfly *Crunoecia irrorata*. *Scientific Reports* 10: 15538
- Eggermont H. & Heiri O. 2012. The chironomid-temperature relationship: expression in nature and palaeoenvironmental implications. *Biological Reviews* 87: 430–456.
- Kaufman D., McKay N., Routson C., Erb M., Dätwyler C., Sommer P., Heiri O. & Davis B. 2020. Holocene global mean surface temperature: A multi-method reconstruction approach. *Scientific data* 7: 201.

- MacArthur R.H. & Wilson E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton, 1–224.
- Rey F., Gobet E., Schwörer C., Wey O., Hafner A. & Tinner W. 2019. Causes and mechanisms of synchronous succession trajectories in primeval Central European mixed *Fagus sylvatica* forests. *Journal of Ecology* 107: 1392–1408.
- Rey F., Gobet E., Schwörer C., Hafner A., Szidat S. & Tinner W. 2020. Climate impacts on vegetation and fire dynamics since the last deglaciation at Moossee (Switzerland). *Climate of the Past* 16: 1347–1367.
- Samartin S., Heiri O., Joos F., Renssen H., Franke J., Brönnimann S. & Tinner W. 2017. Warm Mediterranean mid-Holocene summers inferred from fossil midge assemblages. *Nature Geoscience* 10: 207–212.
- Smol J.P. & Stoermer E.F. (Hrsg.) 2010. *The diatoms. Applications in the environmental and earth sciences*. Cambridge, 1–667.
- Toth M., van Hardenbroek M., Bleicher N. & Heiri O. 2019. Pronounced early human impact on lakeshore environments documented by aquatic invertebrate remains in waterlogged Neolithic settlement deposits. *Quaternary Science Reviews* 205: 126–142.
- von Fumetti S. & Blattner L. 2017. Faunistic assemblages of natural springs in different areas in the Swiss National Park – a small-scale comparison. *Hydrobiologia* 793: 175–184.
- Zollhöfer J.M. 1997. *Quellen, die unbekanntes Biotop: erfassen, bewerten, schützen*. Zürich, 1–153.

