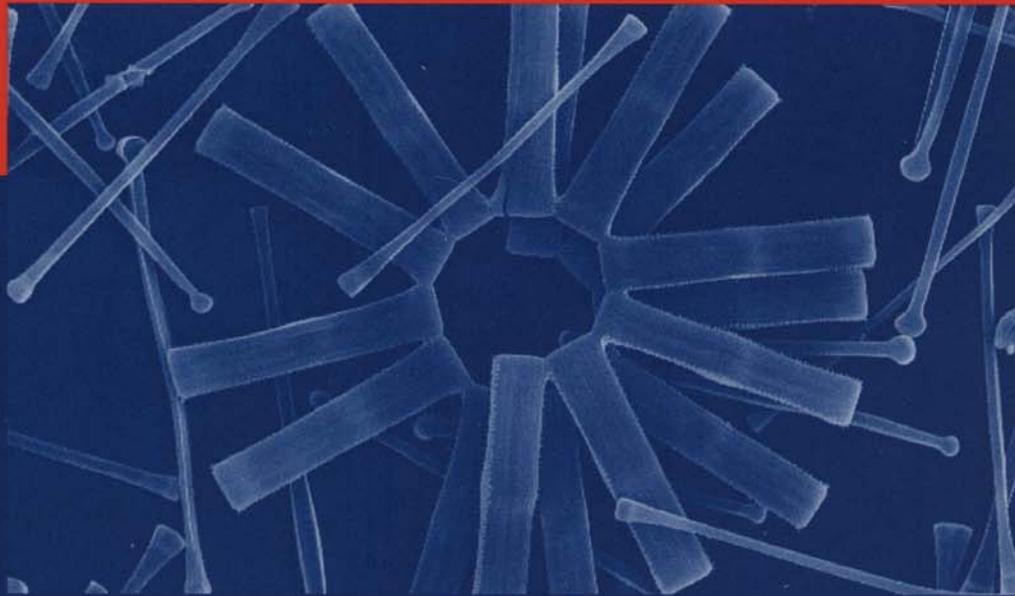


M. Dokulil, A. Hamm,
J.-G. Kohl (Hg.)
Ökologie und
Schutz von Seen



Facultas

UTB

1.4.2 Die Algengemeinschaften von Seen

K. Teubner

Algengemeinschaften sind in verschiedenen Lebensräumen der aquatischen Ökosysteme vertreten und werden funktional als Gemeinschaft autotropher Organismen definiert. Sie umfassen **pro-** und **eukaryotische** Primärproduzenten mit oxygener Photosynthese.

Eine separate Bewertung von pelagischer (**Phytoplankton**) und benthischer Gemeinschaft (**Phytobenthos**) resultiert aus der Verfrachtung mit der Strömung bzw. der relativ stabilen Ortsansässigkeit der Organismen in ihrem Lebensraum. So wird die benthische Algengemeinschaft – aufgrund der festen Ansiedlung auf Ufersubstraten und der damit gegebenen Integration abiotischer Bedingungen über lange Zeiträume – stärker für Fragen der **Bioindikation** von Gewässern herangezogen, als die im Freiwasser schwebende Algengemeinschaft. Ein aquatisches Ökosystem, in der Gesamtheit betrachtet, lässt jedoch ein strenges Separieren in benthische und pelagiale Algen wenig sinnvoll erscheinen, da eine Reihe vorwiegend planktisch lebender Algen auch in die litoralen Biofilme (Dauerstadien) vordringen und umgekehrt benthische Vertreter in das Plankton eingespült werden können (Tychoplankton). Weiters sind im Süßwasser, mit Ausnahme der benthischen Rot- und Braunalgen, in beiden Lebensgemeinschaften prinzipiell dieselben Algenklassen vertreten. Außerdem ergeben sich hinsichtlich der stoichiometrischen Zusammensetzung der Algenbiomasse vergleichbare Aussagen. So findet man sowohl für das Phytoplankton als auch für das Phytobenthos der limnischen Systeme vergleichbare optimale C:N:P-Verhältnisse (s. Kap. 1.4.2.3).

1.4.2.1 Zusammensetzung der Algengemeinschaften

Ein guter Überblick zum System der Algen wird in Ettl (1980) und Van Den Hoek (1995) gegeben. Eine Sammlung umfangreicher moderner Bestimmungsliteratur besteht in den Bänden von Ettl *et al.* (1998). Die photosynthetischen Pigmente der Algengruppen werden detailliert in Rowan (1989) und Jeffrey *et al.* (1997) beschrieben.

Cyanobakterien (Blualgen, Cyanobacteria, Cyanophyta, Cyanophyceae, Cyanoprokaryota), Tafel 1.4.2.1.

Cyanobakterien sind pigmenthaltige Prokaryonten, die sich aufgrund der oxygenen Photosynthese funktional den pelagischen und benthischen Algengemeinschaften zuordnen lassen (Bryant 1994). Für das Pigmentmuster der Cyanobakterien sind neben dem Hauptpigment Chlorophyll-a eine Reihe akzessorischer Pigmente, wie hydrophile Phycobiliproteine (Phycocerythrin, Phycocyanin) und lipophile Carotinoide, charakteristisch (u.a. die Markerpigmente **Echinon**,

Zeaxanthin, Myxoxanthophyll sowie weitere β -Carotine; Abb. 1.4.2.1 a, d). Die blaugrüne Färbung resultiert aus der Maskierung von Chlorophyll-a durch Phycobiline. Bei einzelnen Stämmen kann ein Farbumschlag zwischen blaugrün und rot innerhalb von Stunden beobachtet werden, was durch Änderung der Pigmentanteile innerhalb der Phycobiline, nämlich zwischen blauen Phycocyaninen und rotem Phycoerythrin, bedingt wird (z.B. bei Kulturen von *Limnothrix redekei* (VAN) GOOR, s. auch chromatische Adaptation in Kap. 1.4.2.4, Tafel 1.4.2.1 t). Der Photosyntheseapparat ist entsprechend dem prokaryotischen Zellaufbau in Thylakoiden angeordnet. Die zellinterne Speicherung von Stickstoff bzw. Phosphor erfolgt über Cyanophycin- (N-haltige Polypeptide, SCHLEGEL 1992) bzw. Polyphosphatgranula.

Die Cyanobakterien lassen sich in die meist kugelförmigen **Chroococcales** (Tafel 1.4.2.1 a-k) sowie in die fädigen **Nostocales** (Tafel 1.4.2.1 l-o), **Oscillatoriales** (Tafel 1.4.2.1 p-v) und **Scytonematales** untergliedern, wobei Vertreter der ersten drei genannten Gruppen häufig in Gewässern anzutreffen sind (System nach botanischem Code s. KOMÁREK & ANAGNOSTIDIS 1986, 1989; ANAGNOSTIDIS & KOMÁREK 1985, 1988, 1990; nach bakteriologischem Code s. RIPPKA *et al.* 1979). Zur morphologischen Beschreibung der Taxa werden im Wesentlichen die Zellform, die Zellanordnung in Kolonien (Tafel 1.4.2.1 a-k, der Modus der Zellteilung und die Anordnung der Thylakoidmembranen sowie jene der in „aerotops“ zusammengelagerten Gasvesikel (Tafel 1.4.2.1 j-k und s-u) herangezogen. Das Größenspektrum der Cyanobakterien reicht von sehr kleinen Zellformen (Picoplankton, einzellig: *Synechococcus* spp., koloniebildend: *Cyanodictyon imperfectum* CRONBERG ET WEIBULL, Tafel 1.4.2.1 h-i; s. auch in Kap. 1.4.2.2) bis zu den über 1 cm großen, makroskopisch erkennbaren Aggregaten von kugelförmigen Zellen oder Fäden in Gallertlagern (z.B. *Microcystis* spp. Tafel 1.4.2.1 b-f, *Aphanizomenon flos-aquae* RALFS ex BORN. et. FLAH., Tafel 1.4.2.1 n; *Gloeotrichia echinulata* J. E. SMITH ex P. RICHT Tafel 1.4.2.1 l-m).

Die Nostocales nehmen eine besondere Stellung in der Algengemeinschaft ein, da sie in der Lage sind, mittels sogenannter **Heterocyten** (alte Bezeichnung: Heterocysten, KOMÁREK & ANAGNOSTIDIS 1989) Luftstickstoff zu binden (Tafel 1.4.2.1 m-o). Die **Luftstickstoffbindung** ist allerdings an ein sauerstoffempfindliches Nitrogenase-Enzymsystem gebunden. Das notwendige, sauerstoffarme Milieu in der Heterocyte wird durch verschiedene Mechanismen erreicht. Zum einen wird mit dem Abbau der Phycobiliproteine im Zuge der Heterocytendifferenzierung (BRYANT 1994) das Photosystem II und damit die Sauerstoffbildung in den Heterocyten unterbunden. Weiters kommt es zum Sauerstoffausschluss durch eine effektive Sauerstoffelimination (Knallgasreaktion durch Kopplung zwischen Hydrogenase und Atmungskette) und durch Diffusionsbarrieren in der Heterocyten-Zellwand. Der energieaufwendige Prozess der Umwandlung von Luftstickstoff in Ammonium wird nur bei Mangel an energetisch günstigeren Stickstoffquellen, wie Nitrat oder Ammonium, vollzogen und dient dann der **Kompensation** fehlenden Stickstoffs bei **Stickstofflimitation** im Gewässer. Folglich kann allein aus der Anwesenheit potentiell Luftstickstoff bindender Cy-

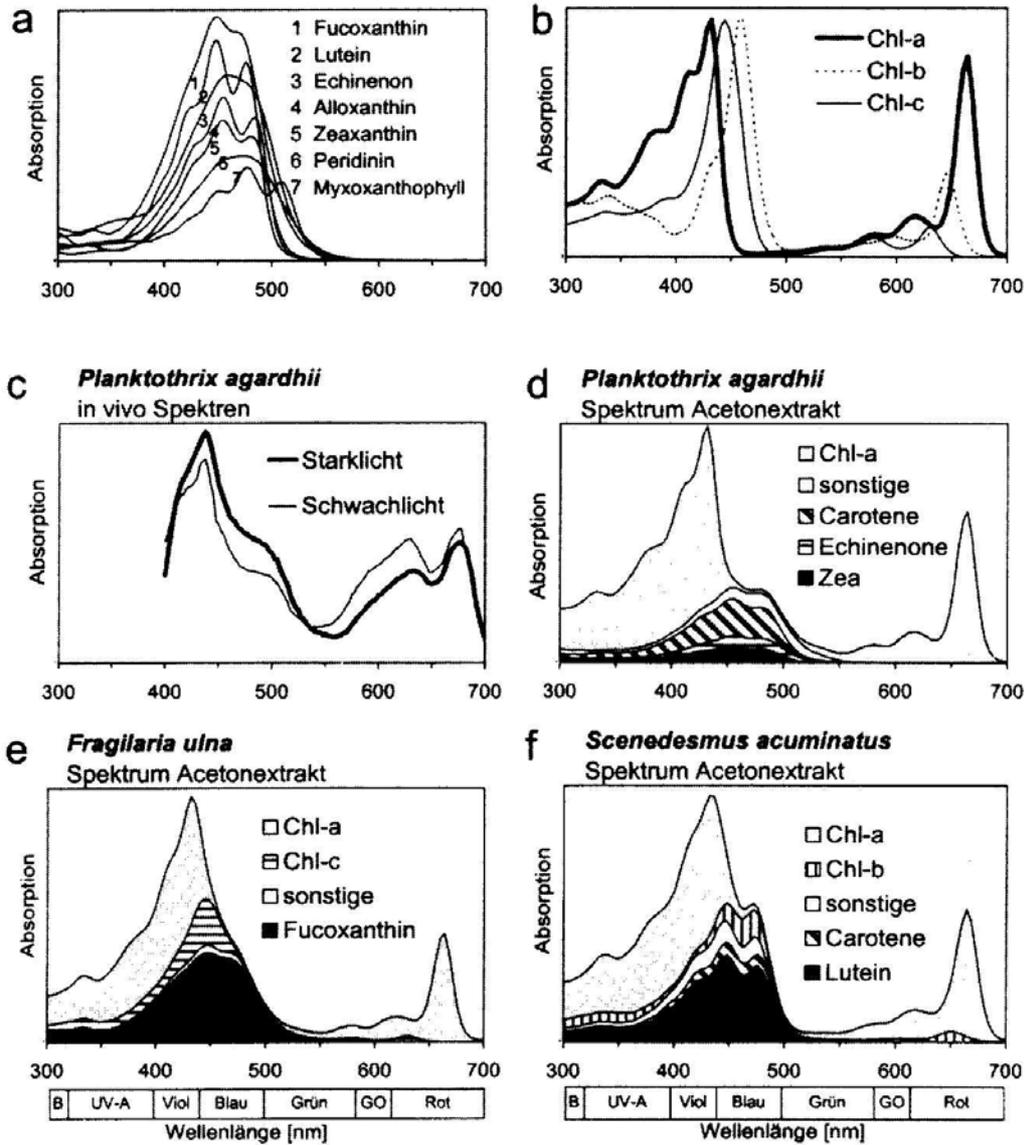


Abb. 1.4.2.1 a-f: Pigmente der Algen. Absorptionsspektren der Acetonextrakte von Carotinoiden (a) und Chlorophyllen (b). Absorptionsspektren von *Planktothrix agardhii* (Cyanobakterium): in vivo Spektren bei Schwach- und Starklicht-adaptation (c) und Aufschlüsselung des Acetonextraktes in sämtliche Spektren der lipophilen Pigmente (d). (e) und (f) analog zu (d) aber für *Fragilaria ulna* (Kieselalge) und *Scenedesmus acuminatus* (Grünalge). C nach RÜCKER, 1992. Abkürzungen: Pigmente: Chlorophyll-a (Chl-a) Chlorophyll-b (Chl-b) Chlorophyll-c (Chl-c), Wellenlängenbereiche: Ultraviolett-B (B), Ultraviolett-A (UV-A), Violett (Viol), Gelb-Orange (GO), Rot.

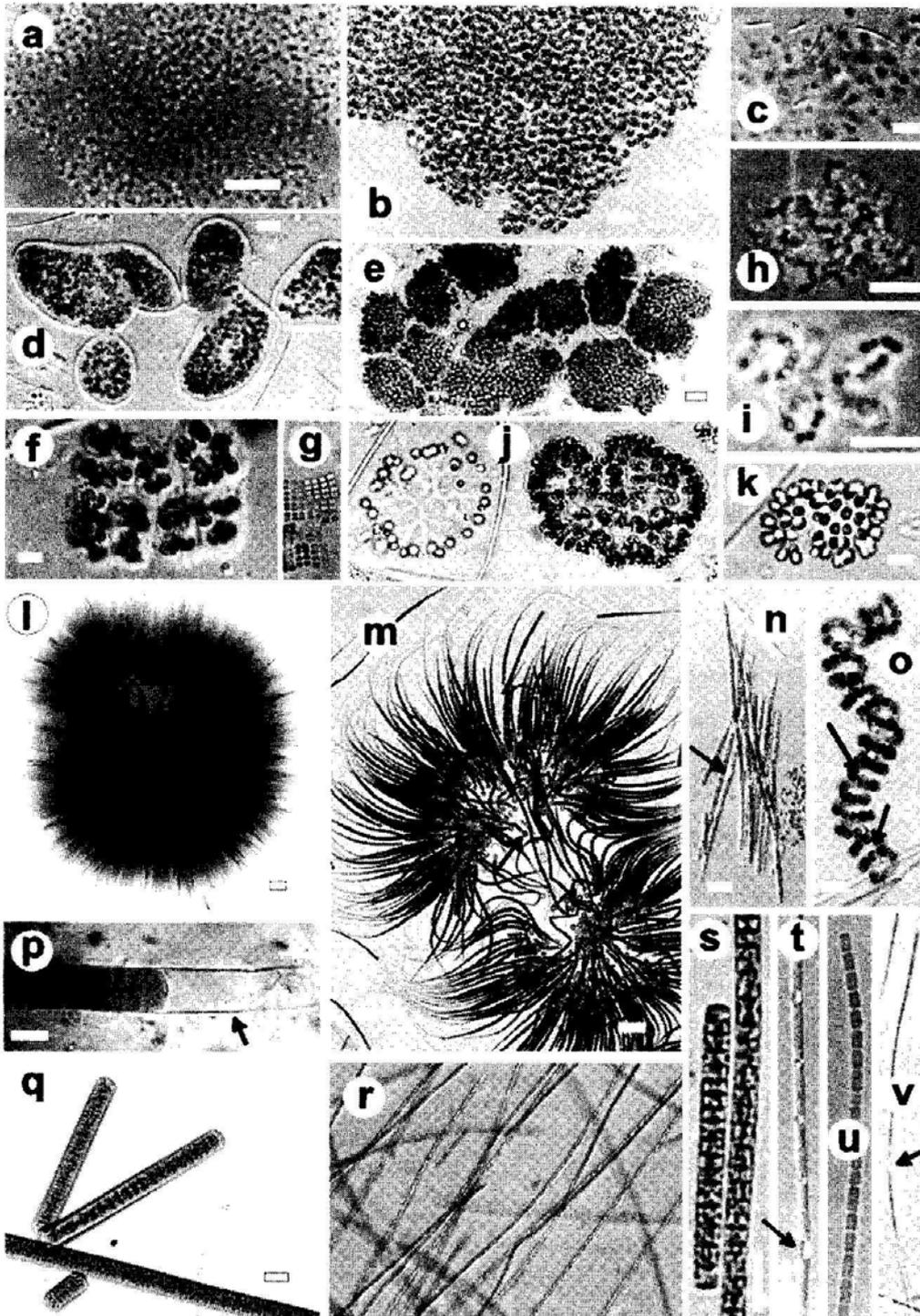
anobakterien nicht auf eine N-Limitation der Algen geschlossen werden. Selbst die Differenzierung von Heterocyten aus vegetativen Zellen lässt nicht zwangsläufig den Schluss zu, dass eine **N₂-Fixierung** vorliegt. Vielmehr leitet sich aus der Messung der Nitrogenaseaktivität (C₂H₂-Reduktionsraten) ab, dass der N₂-Eintrag in ein Gewässer häufig nur zeitweise und in Abhängigkeit vom Adaptionszustand, dem Licht- und Ammoniumangebot geschieht (DUDEL 1989). Kurzfristig kann aber der Eintrag von Stickstoff in einen hypertrophen Flachsee über Algen höher sein, als die Verlustrate durch Denitrifikation (bei 70 % Biovolumenanteil von *Aphanizomenon flos-aquae* und maximaler N₂-Fixierungsrate von 37 mg N m⁻² d⁻¹ nach DUDEL 1989).

Tafel 1.4.2.1

Cyanobacteria. Chroococcales (a-k), Nostocales (l-o) und Oscillatoriales (p-v).

a, h-i: Picoplanktische koloniebildende Cyanobakterien: a: *Aphanothece clathrata* W. ET G. S. WEST. h-i: *Cyanodictyon imperfectum* verschiedener Habitats. Die kugelförmigen Zellen liegen paarweise in Gallertscheiden zu Filamenten angeordnet. b-f: *Microcystis*-Taxa. b-c: *M. aeruginosa*. c: Zerfließende Gallerte grenzt die Kolonie nicht klar ab, in der Gallerte Trichome des endophytischen Cyanobakteriums *Pseudanabaena mucicola* (NAUM. ET HUB-PEST.) BOURR. d: *M. wesenbergii* (KOM.) KOM. mit stark lichtbrechender Gallerte, die die Kolonie gleichmäßig umrandend abgrenzt. e: Zerklüftete Kolonieform bei *M. novacekii* (KOM.) COMP. f: *M. viridis* mit paketartiger Zellanordnung. g: *Merismopedia*. j-k: *Gomphosphaeria*-Komplex. j: *Snowella litoralis* (HÄYREN) KOM. ET HIND. (links), lockere Kolonieform kugelförmiger Zellen mit sichtbaren Gallertstielen. *Woronichinia naegeliana* (UNGER) ELENK. (rechts), Kolonie mit kompakt liegenden ellipsoiden Zellen mit Gasvesikeln. k: *Woronichinia compacta* (LEM.) KOM. ET HIND., kompakte Kolonie ellipsoider Zellen ohne Gasvesikel. l-m: *Gloeotrichia echinulata*. l: Makroskopisch sichtbare Kolonie. m: polare Trichome mit endständiger Heterocyte (Pfeil). n: Trichombündel von *Aphanizomenon flos-aquae*, eine interkalare Heterocyte (Pfeil) je Trichom. o: *A. spiroides* Kleb. mit mehreren Heterocyten je Trichom (Pfeile). p-q: Benthisches Cyanobakterium *Phormidium spec.*, Trichom mit Gallertscheide (p, Pfeil). r-s: *Planktothrix agardhii*. r: Dominanz im Plankton. s: Gestreute Anordnung der Gasvesikel in den Zellen. t: *Limnothrix redekei* mit polar angeordneten Gasvesikeln am Zellende. u-v: Oscillatoriale Cyanobakterien ohne Gasvesikel. u: *Pseudanabaena catenata* LAUTERB. v: *Planktolingbya subtilis* (W. WEST) Anagn. et Kom. mit Gallertscheiden (Pfeil).

Maßstäbe=20 µm in d-e, 50 µm in l-m, sonst 10 µm, a-v: Lichtmikroskopische Aufnahmen; p-q von GUTOWSKI, *Phormidium* aus See in Norddeutschland; andere aus meso- hypertrophen Seen in Berlin-Brandenburg, TEUBNER 1996.



System der Algen nach VAN DEN HOEK *et al.* 1995.

Die im Kap. 1.4.2 behandelten Algentaxa sind fett markiert

Prokaryota	Eukaryota	
Cyanobacteria (Cyanophyta)	Chlorophyta	Euglenophyta
Chroococcales	Prasinophyceae	Chlorarachniophyta
Pleurocapsales	Chlorophyceae	
Oscillatoriales	Volvocales	Heterokontophyta
Nostocales	Chlorococcales	Chrysophyceae
Stigonematales	Chaetophorales	Parmophyceae
	Oedogoniales	Sarcinochrysidophyceae
	Ulvophyceae	Xanthophyceae
	Cladophoraceae	Eustigmatophyceae
	Bryopsidophyceae	Bacillariophyceae
	Dasycladophyceae	Centrales
	Trentepohliophyceae	Pennales
	Pleurastrphyceae	Raphidiphyceae
	Klebsormidiophyceae	Dictyochophyceae
	Zygnematophyceae	Phaeophyceae
	Zygnematales	Cryptophyta
	Desmidiiales	Dinophyta
	Charophyceae	Haptophyta
		Rhodophyta

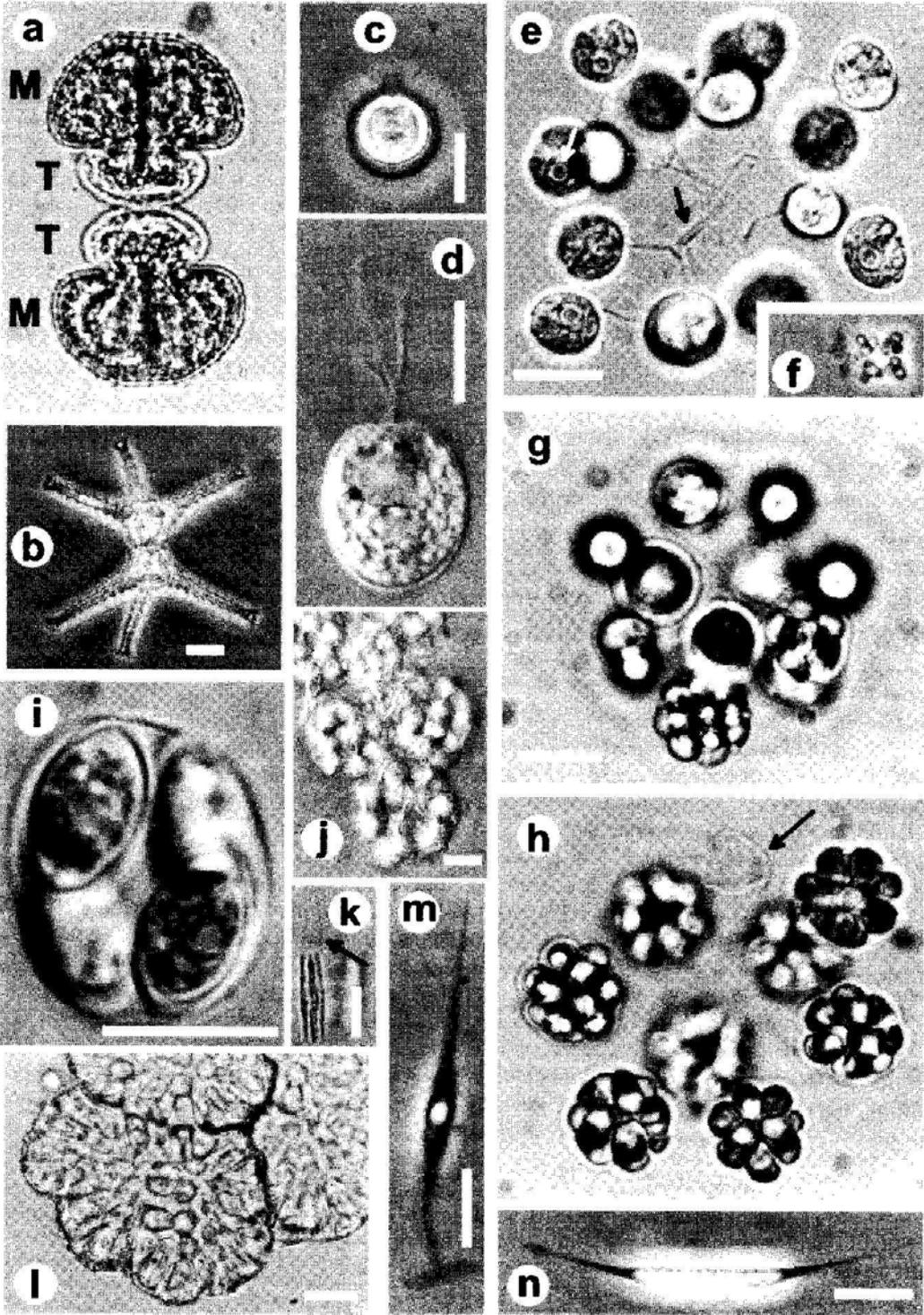
Obwohl im Süßwasser allein die nostocalen Cyanobakterien einen Stickstoffmangel über die N₂-Fixierung kompensieren können, treten mitunter auch weitere Vertreter der Cyanobakterien, wie *Microcystis aeruginosa* (KÜTZING) KÜTZING (Chroococcales, Tafel 1.4.2.1 b) oder *Planktothrix agardhii* (GOM.) ANAGN. et KOM. (Oscillatoriales, Tafel 1.4.2.1 r-s), massenhaft bei geringem Stickstoffangebot auf (s. jahreszeitbedingte Präferenz für die Stickstoff-Limitation s. Kap. 1.4.2.3). Unterschiedliche Adaptationstrategien hinsichtlich der Lichtnutzung (s. chroma-

Tafel 1.4.2.2

Chlorophyta. Desmidiiales (a-b), Volvocales (c-d). Chlorococcales (e-n).

a: *Cosmarium depressum*. (NÄG.) LUNDELL, vegetative Zellteilung. Jeweils eine Halbzelle der Mutterzelle (M) wird in die Tochterzelle (M+T) übernommen. b: *Staurastrum*. c: *Chlamydomonas metapyrenigera* SKUJA, Fokussierung auf Papille und Geißeln. d: begeißelte *Carteria pseudomultifilis* PETERFI L. e: *Dictyosphaerium pulchellum* WOOD, kugelförmige Zellen an Gallerstielen (Mutterzellwandreste, schwarzer Pfeil) sitzend. Chloroplasten mit beschalteten Pyrenoiden (weißer Pfeil). f: Picoplanktische koloniebildende *Pseudodictyosphaerium jurisii* (Syn. *Dactylosphaerium jurisii* HINDAK). g-h: *Coenochloris hindakii* KOM. g: Kolonie mit begonnener Autosporenbildung (s. untere Bildhälfte). h: Gruppierung von 8 Tochterkolonien mit einem sichtbaren, in der Gallerte verbliebenen Mutterzellwandrest (Pfeil). i: *Oocystis lacustris* CHOD., vier Autosporen in der Mutterzellwand. j: *Coelastrum reticulatum* (DANG.) SENN., Synzönobium, zwischen den Zellen sichtbare Verbindungsausläufer. k: *Quadrigula spec.*, Kolonie mit tütenförmigem Mutterzellwandrest (Pfeil). l: *Botryococcus braunii* Kütz. m: *Ankyra judayi* (G. G. SMITH) FOTT mit ankerförmigem Basalende. n: *A. lanceolata* (KORS) FOTT mit spatelförmigem Basalende (Zellende links).

Alle Maßstäbe=10 µm, Maßstab für f s. e. a-n: Lichtmikroskopische Aufnahmen; aus meso- hypertrophen Seen in Berlin-Brandenburg, TEUBNER 1996.



tische Adaptation in Kap. 1.4.2.4), der Nährstoffaufnahme (zellinterne Speicher s. oben und „Luxuskonsum“ in Kap. 1.4.2.3) und der Ernährung (autotroph, mixotroph) sowie die Regulation des Auftriebvermögens über **Gasvesikel** und Turgodruck verweisen darauf, dass sich verschiedenartige Bedingungen günstig auf die Entwicklung der Cyanobakterien auswirken können (DOKULIL & TEUBNER 2000, STEINBERG & HARTMANN 1988, s. auch Kap. 2.2).

Das Gleiten benthischer Cyanobakterien (z.B. Vertreter der Gattungen *Oscillatoria*, *Lyngbya*, *Phormidium*, Gallertscheiden s. Tafel 1.4.2.1 p und v) auf festen Unterlagen dient der Bewegung in **Mikrohabitaten**. Bei pelagialen Kolonien sind Positionswechsel der Fäden innerhalb der Kolonien gut zu beobachten. Solch ein Positionswechsel innerhalb eines Trichombündels bei *Aphanizomenon flos-aquae* (Tafel 1.4.2.1 n) begünstigt die zeitweise Selbstbeschattung zum Schutz vor zu hohen Lichtintensitäten.

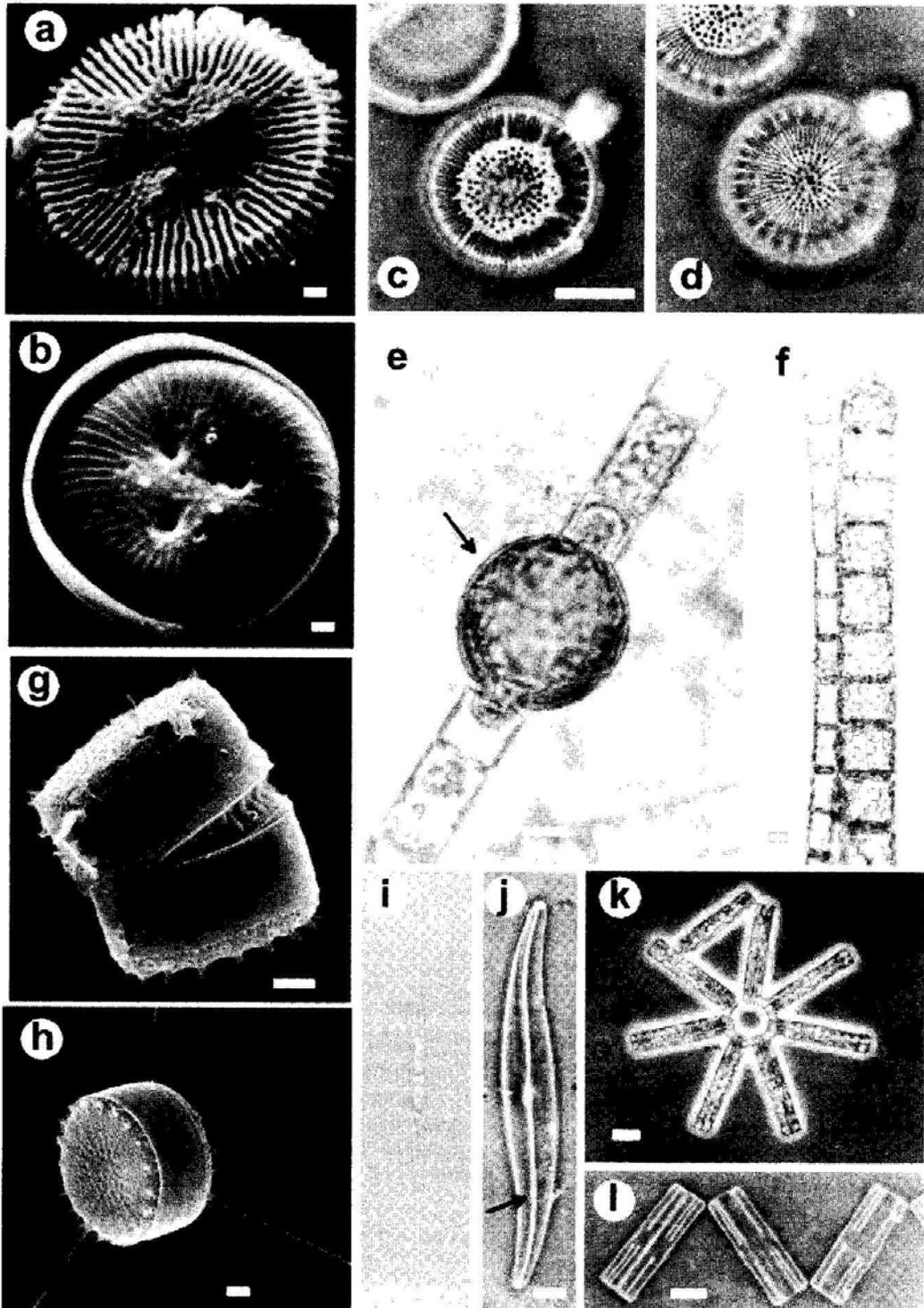
Neben dem Litoral und dem Epilimnion besiedeln Cyanobakterien häufig das Metalimnion in tiefen Seen. Cyanobakterien sind nicht selten an der Bildung eines sogenannten tiefen Chlorophyllmaximums (**DCM**, „deep chlorophyll maximum“) beteiligt. *Planktothrix rubescens* (DC. EX GOM.) ANAGN. ET KOM. ist in tiefen geschichteten Seen eine verbreitete metalimnische Cyanobakterie. Aufgrund des hohen Pigmentanteils von **Phycoerythrin** weist diese Alge eine Rotfärbung auf. Das Phycoerythrin zeigt Absorptionsmaxima bei 490, 540 sowie 570 nm und ab-

Tafel 1.4.2.3

Bacillariophyceae. Centrales (a-f), Pennales (i-l).

a-b: *Cyclotella kuetzingiana/ocellata/comensis*, Außenansicht der Schalen. a: Unvollständig verkieselte Theke mit Rippen („basal siliceous layer“). Striae und Kammern (Alveolen) fehlen. b: Vollständig verkieselte Theke. Am Schalenrand sind gebündelte Areolenreihen (Striae, „Punktreihen“) und Interstriae sichtbar. c-d: Verschiedene Stadien der Zellwandmorphogenese innerhalb einer Frustel von *C. radiosa* (GRUNOW) LEMM. c: Fokussierung auf die Epitheka, vollständig verkieselt. d: Fokussierung auf die noch unvollständig verkieselte Hypotheka (Rippen reichen weit in das Zentrum). e-f: *Melosira varians* AGARDH. Innerartlich starke Streuung der Trichombreiten infolge abrupter Vergrößerung der Valvendurchmesser nach generativer Fortpflanzung. e: Kugelförmige Auxospore, Protoplast nur teilweise aus den Mutterzellen-Schalen zurückgezogen (Pfeil: Auxospore mit „Nabel“). f: Vegetative Zellen, welche unmittelbar an die Teilung der Initialzellen anschließen (breites Trichom rechts, Terminalzelle mit hemisphärischer Initialvalve am oberen Trichomende), haben ein kleineres Oberfläche:Volumen-Verhältnis als die Zellen von Trichomen nach langer vegetativer Zellteilungsfolge (schmales Trichom links). g-h: *Stephanodiscus minutulus/parvus*. g: Zellteilung. h: Schwebefortsätze. i: *Nitzschia acicularis* W. SMITH j: *Gyrosigma acuminatum* (KÜTZ.) RABENH., Raphe (Pfeil). k-l: *Tabellaria flocculosa*. k: Pelagiale sternförmige Kolonie. l: Benthische zickzack-kettenförmige Kolonie.

Maßstäbe=1 µm in a-b und g-h, sonst 10 µm. a-b und g-h: Rasterelektronenmikroskopische, übrige lichtmikroskopische Aufnahmen. a-b und c-l: aus meso- hypertrophen Seen in Berlin-Brandenburg, TEUBNER 1996, 1997, g-h: ultra-oligotropher Traunsee, Salzkammergut.



sorbiert damit stärker im Wellenlängenbereich des grünen Lichts (495–570 nm). In tieferen Wasserschichten der Seen findet eine spektrale Verschiebung zum grünen Licht hin statt, sodass *P. rubescens* das hier bis in die Tiefe vordringende Licht gut nutzen kann (vgl. optische Eigenschaften des Wassers, Kap. 1.3). Bei einer Massenentwicklung ist diese Cyanobakterie („Burgunderblutalge“, FINDE-NEGG 1973) auch im Epilimnion vorhanden und färbt das Seewasser braun-rot. Im Gegensatz dazu zeigt sich bei der nahe verwandten *P. agardhii* unter Schwachlicht eine stärkere Absorption im langwelligen Wellenbereich – von 570–650 nm – mittels der **Phycocyanine** (s. *in vivo* Absorption in Abb. 1.4.2.1 c). Die Absorptionsmaxima für Phycocyanine liegen bei Wellenlängen von 560 nm und 620 nm und sind damit im Gegensatz zum Phycoerythrin im Bereich der längeren Wellenlängen, nämlich bei gelbem bis orange-(rotem) Licht. *P. agardhii* ist ein typischer Vertreter flacher, gut durchmischter, nährstoffreicher, trüber Gewässer (s. auch chromatische Adaptation in Kap. 1.4.2.4).

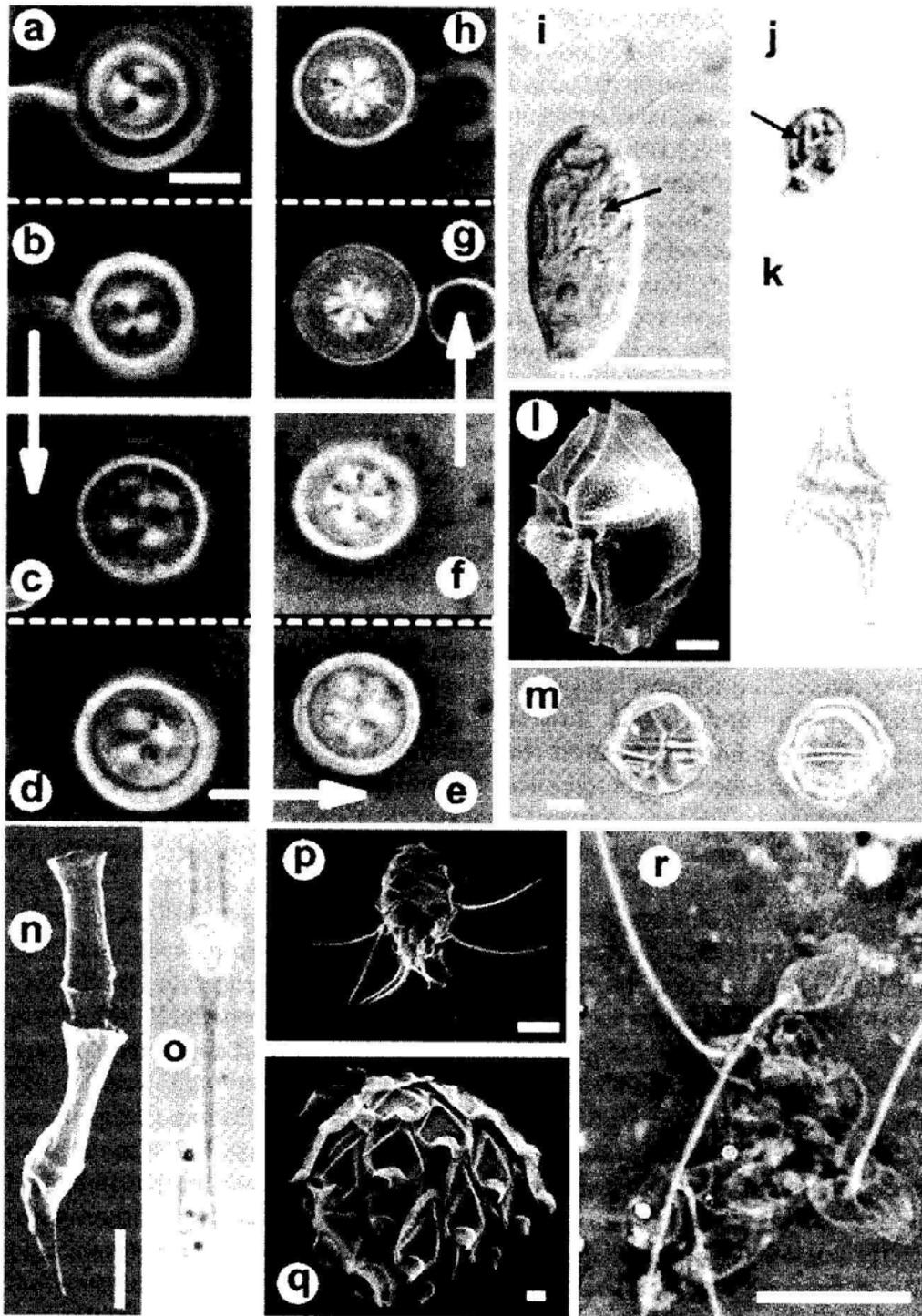
Eine unerwünschte Begleiterscheinung von Blaualgenblüten stellen die erhöhten Toxinkonzentrationen im Gewässer dar. Viele Cyanobakterien sind potentielle Bildner von hepatotoxischen zyklischen Peptiden (Microcystin, Nodularin), neurotoxischen Alkaloiden (Saxitoxin, Anatoxin) sowie weiteren cyto- und dermatotoxischen Substanzen (SIVONEN & JONES 1999). Die **Toxinbildung** wurde sowohl für Stämme planktisch häufig vorkommender Vertreter, wie *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena flos-aquae* BREB. ex BORN. et FLAH., *Cylindrospermopsis raciborskii* (WOLOSZ.) SEEMAYYA et SUBBA RAJU (s. Kap. 4.3), *Planktothrix agardhii*, *P. rubescens*, *Microcystis aeruginosa* sowie *M. viridis* (A. BRAUN) LEMM. (Tafel 1.4.2.1 f) als auch für die benthisch auftretende *Oscillatoria limosa* AG. ex GOM. nachgewie-

Tafel 1.4.2.4

Bacillariophyceae (a-h), Chrysophyceae (n-o), Cryptophyta (i-j), Peridiniaceae (k-m).

a-h: Innerartliche Variabilität bei *Cyclotella kuetzingiana/ocellata/comensis*. Iso- und heterovalvare Frusteln. Jeweils beide Theken von vier Frusteln werden gezeigt (Thekenpaare: a+b, c+d, e+f, g+h). a-b: Isovalvare Zelle: beide Theken mit *C. ocellata*-Muster. g-h: isovalvare Zelle: beide Theken mit *C. comensis*-Muster. *C. ocellata*-Muster (a) und *C. comensis*-Muster (h) sehen zwar unterschiedlich aus, lassen sich aber durch eine serienartige Aneinanderreihung der Thekenpaare von b bis g gedanklich miteinander verbinden (Verbindung zwischen zwei Zellen durch Pfeil, zwischen den beiden Theken innerhalb einer Zelle durch gestrichelte Linie markiert). i-j: Trichocysten (Pfeil) bei Cryptomonaden. i: *Cryptomonas erosa/ovata* EHRENB. j: *Rhodomonas lacustris* PASCHER ET RUTTNER. k-m: Panzerplatten bei Peridiniaceae. k: *Ceratium hirundinella*. *Peridinium* spp. im Rasterelektronenmikroskop (REM, l) und Lichtmikroskop (m, LM). n-o: *Dinobryon*. n. Gehäuse von *D. divergens* IMH., REM. o. *D. bavaricum* IMH., beheizte Zellen im Gehäuse, LM. p-r: Kieselschuppen bei *Mallomonas* spp. p-q: REM. r: LM.

Maßstäbe=1 µm in q, sonst 10 µm; a-j, o und k-m aus meso-hypertrophen Seen in Berlin-Brandenburg, TEUBNER 1995, 1996, 1997, p-q aus ultra-oligotrophen Traunsee, Salzkammergut.



sen. Der Abbau der Toxine im Wasser durch Photolyse bzw. durch Bakterien nach einer Inhibitionszeit von Tagen erfolgt relativ schnell (WELKER & STEINBERG 1999), wogegen der Toxingehalt in den am Ufer getrockneten Algenresten („Algenpapier“) über Wochen bis Monate erhalten bleibt und damit längerfristig eine Vergiftungsgefahr für Tiere (Rind, Hund) darstellt. Für eine Reihe von aquatischen Organismen, die im Gewässer solche Toxine entweder direkt mit den Cyanobakterien als Nahrung (Zooplankton, wie *Daphnia magna* STRAUSS, Muscheln, wie *Dreissena polymorpha* FALL.) oder über Oberflächenkontakt aufnehmen (submerse Wasserpflanzen, wie *Ceratophyllum demersum* L., Fischeier und Fische, wie *Brachydanio rerio* HAMILTON-BUCHANAN), sind Schritte eines intrazellulären enzymatischen Abbaus als Schutzmechanismus bekannt (z.B. PFLUGMACHER *et al.* 1998, s. auch Kap. 2.4).

Grünalgen (Chlorophyta) und Euglenophyta, Tafel 1.4.2.2.

Die Grünalgen im weiteren Sinne (Chlorophyta: Conjugatophyceae, Tafel 1.4.2.2 a-b; Prasinophyceae; Volvocales, Tafel 1.4.2.2. c-d; Chlorophyceae, Tafel 1.4.2.2. e-n; Oedogoniophyceae; Bryopsidophyceae; nach Ettl *et al.* 1998; s. auch Box 1.4.2.1) und Euglenophyta sind entsprechend einer typischen eukaryotischen Zelle aufgebaut. Hinsichtlich der Zytologie, der Ultrastruktur, dem Speicherprodukt Stärke und den nicht maskierten Assimilationspigmenten Chlorophyll-a und -b ähneln die Chlorophyta stark den höheren Pflanzen. Charakteristische Begleitpigmente sind das gelbe **Lutein** (s. Abb. 1.4.2.1 a) und das gelb-orange β -Carotin. Die Pigmentkombination von Chlorophyll-a mit Chlorophyll-b (s. Abb. 1.4.2.1 b) grenzt die Chlorophyta und Euglenophyceae gegen die sogenannten Chromophyta ab (Chryso-, Xantho-, Bacillario-, Dinophyceae; FOTT 1971), für die Chlorophyll-a und -c charakteristisch sind (s. nachfolgend beschriebene Algengruppen).

Die Chlorophyceae umfassen alle **Organisationsstufen** (ETTL 1980), ausgenommen die rhizopodialen (Rhizopodien nur als Fortpflanzungsstadien bei Ulotrichales und Zygnematales). So sind mittels Geißeln bewegliche vegetative Zellen (Monadoide: z.B. *Chlamydomonas*, Tafel 1.4.2.2 c-d), monadoide koloniebildende (z.B. *Volvox*), unbewegliche Einzeller bzw. Kolonien (Capsale oder Tetrasporale: z.B. *Coenochloris*, s. Tafel 1.4.2.2 g-h, Coccale: z.B. *Oocystis*, s. Tafel 1.4.2.2 i), fädige (trichale Formen: z.B. *Spirogyra*, *Oedogonium*), thallöse (z.B. *Enteromorpha*) und siphonale Arten (z.B. *Caulerpa*) vertreten, wobei die hier aufgezählten Gattungsbeispiele bis auf *Caulerpa* im Süßwasser vorkommen. Dementsprechend weit ist die Größenspanne der Grünalgen. Sowohl makroskopisch sichtbare **benthische Formen**, wie der bis zu mehreren cm großen Thallus von *Enteromorpha* und Algenwatten von *Cladophora*, *Oedogonium*, *Spirogyra* und *Zygnema*, große pelagiale Kolonien der Chlorococcales (Tafel 1.4.2.2 j und l) als auch **picoplanktische Vertreter**, wie *Pseudodictyosphaerium jurisii* (HINDÁK) HINDÁK (Tafel 1.4.2.2 f), *Choricystis* und *Mychonastes* (KRIENITZ *et al.* 1996, 1999), sind im Süßwasser weit verbreitet.

Bei den Chlorophyta werden als taxonomisch relevante Merkmale u.a. der Zellteilungsmodus, die Zahl der **Geißeln** (zwei oder vier isokonte Geißeln, Tafel 1.4.2.2 c-d), die Lage und Form der Chloroplasten, Mutterzellwandreste (Tafel 1.4.2.2 e-h, k), Vakuolen, „Beschalung“ der Pyrenoide (Beschalung durch Stärkebildung am Rande des Pyrenoids, Tafel 1.4.2.2 e) und Zellwandstruktur angesehen. Eine taxonomische Besonderheit stellen die Desmidiales der Conjugatophyceen dar, weil diese aus **Halbzellen** aufgebaut sind (Tafel 1.4.2.2 a-b). Bei der Zellteilung geht jeweils eine Mutterzelloberhälfte auf die Tochterzelle über. Dabei wird die jeweils fehlende Zelloberhälfte neu gebildet. In Analogie zu den Diatomeen zeigen sich auch hier in einem Individuum etwaige morphologische Zellwandveränderungen beim Wechsel von der Mutter- zur Tochtergeneration, wodurch die morphologische Plastizität innerhalb von Arten offenkundig wird (innerartliche Variabilität zwischen benthischen und pelagialen Individuen bei Desmidiales analog den Diatomeen, Tafel 1.4.2.3 k-l). Im Gegensatz dazu ist nach Verlassen der Tochterzellen aus der Mutterzellwand anderer Grünalgen kein räumlicher Konnex zwischen Mutter- und Tochtergeneration gegeben, sodass sich eine innerartliche Variabilität, wie z.B. bei der formenreichen Gattung *Scenedesmus*, schwerer erkennen lässt.

In eu- bis polytrophen Seen sind **Massenentwicklungen von Grünalgen** neben jenen von Cyanobakterien weit verbreitet. In nährstoffreichen flachen Seen dominieren in 40 % der Fälle die Grünalgen, zu 46 % die Cyanobakterien (SCHREURS 1992).

Kieselalgen (Diatomeen, Bacillariophyceae), Tafel 1.4.2.3 und 1.4.2.4 a-h. Die Kieselalgen sind eukaryotische Algen mit verkieselter Zellwand und werden den Heterokontophyta zugeordnet (1.4.2.1). Es sind vom Grundsatz her einzellige Formen, die aber auch kettenförmig angeordnete Zellverbände bilden können (filamentöse Formen, Tafel 1.4.2.3 e-f). Entsprechend der Symmetrie der Schalenflächen werden die Kieselalgen in die **Centrales** (kreisförmige Valven, Tafel 1.4.2.3 a-f) und **Pennales** (ovale bis nadelförmige Valven, Tafel 1.4.2.3 i-l) eingeteilt. Die Raphe (Tafel 1.4.2.3), ein „Schlitz“ in der Zellwand, ist bei vielen pennaten Diatomeen funktional mit weiteren cytoplasmatischen Charakteristika verbunden (ROUND *et al.* 1992) und befähigt benthisch lebende Arten zum **Gleiten** auf einer festen Unterlage (z. B. Stein, Schilfrohr). Die langen Zellfortsätze (Tafel 1.4.2.3 h) begünstigen dagegen das **Schweben** der pelagialen Arten in der Freiwasserzone. Die braune Färbung des Wassers, insbesondere im Frühjahr, sowie schleimig braune Überzüge auf Steinen im Uferbereich gehen häufig auf eine Diatomeenmassenentwicklung zurück. Das Chlorophyll-a wird durch das orange **Fucoxanthin** (Abb. 1.4.2.1 a) maskiert, wobei weitere akzessorische Pigmente, **Chlorophyll-c** (Abb. 1.4.2.1. b) und andere Carotinoide (β -Carotine, Diadinoxanthin, Diatoxanthin) von Bedeutung sind. Speicherprodukte sind Chrysolaminarin (Polysaccharid), Polyphosphate und Fettsäuren (ROUND *et al.* 1992).

Die Zellwand ist neben Membranen aus einem Kieselsäureskelett aufgebaut. Das **Silizium** wird als gelöstes Orthosilikat aufgenommen, in spezielle Vesikel

(„silica deposition vesicle“) transportiert und dort als Bestandteil der Zellwand zu hydratisiertem amorphem Siliziumoxid ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$) im Zuge der Zellwandmorphogenese polymerisiert (Tafel 1.4.2.3 a-b, c-d). Der hohe Gewichtsanteil des Siliziums – ca. 60 % am Trockengewicht bei *Aulacoseira italica* subsp. *subarctica* (O. MÜLLER) SIMONSEN (LUND 1965) – zeigt die hohe Quantität von Si in Relation zu den übrigen zellulär gebundenen Elementen.

Die Aufnahme von Si über einen aktiven „Carrier“-Transport und dessen Einbau in die Zellwand ist im Vergleich mit dem Aufbau von äquivalentem organischem Material energetisch günstiger (RAVEN 1983). Im Gegensatz zu N und P kann jedoch Si nicht zellintern gespeichert werden, was zur Folge hat, dass die Si-Aufnahme unmittelbar während der Zellteilung erfolgen muss. Silizium ist zwar nach Sauerstoff das zweithäufigste Element der Erdkruste (KAIM & SCHWEDERSKI 1991), liegt aber aufgrund der geringen Löslichkeit der Silikate in nur geringen Konzentrationen als algenverfügbares **Orthosilikat** in den Gewässern vor. So führen häufig gerade Si-Limitationen im Gewässer zum Zusammenbruch von pelagialen Kieselalggemeinschaften, wogegen unter Si-reichen Bedingungen Diatomeen häufig starke P-Konkurrenten sind (s. Kap. 1.4.2.3).

Der verkieselte Teil der Zellwand (Frustel) setzt sich aus einer größeren Epitheka und einer kleineren Hypotheka zusammen. Beide **Schalenhälften (Theken)** sind schachtelartig zusammengesetzt (Tafel 1.4.2.3 g-h). Kieselalgen vermehren sich generativ (Tafel 1.4.2.3 e) und vegetativ (Tafel 1.4.2.3 g). Die generative Vermehrung erfolgt bei Zellen mit geringen Durchmessern durch Bildung von Auxosporen (weibliche Gametenzelle, Tafel 1.4.2.3 e), wobei die Initialisierung der Auxosporenbildung nicht unbedingt erst bei den kleinst möglichen Zellen erfolgen muss. Mit der generativ gebildeten Erstlingszelle erreichen die Kieselalgen ihre maximale Zellgröße, wobei im Zuge von vielen vegetativen Zellteilungsfolgen der Zelldurchmesser wieder abnimmt, da jeweils die kleinere Hypotheka neu gebildet wird, wogegen die Epi- und Hypotheka der ursprünglichen Mutterzelle in den Tochterzellen als jeweilige Hypotheka erhalten bleibt. Dieser Zellteilungsmodus hat eine große Schwankungsbreite der Zelldimensionen innerhalb einer Art zur Folge (Tafel 1.4.2.3 f).

Da bei den Tochterzellen eine Muttertheke übernommen und nur die fehlende Theke neu gebildet wird (Tafel 1.4.2.3 g), setzt sich jede, infolge einer vegetativen Teilung entstandene Kieselalgenzelle, aus den verkieselten Schalen zweier Generationen zusammen. Dies impliziert zumindest eine zeitliche und unter Umständen auch eine räumlich getrennte Zellwandmorphogenese (PICKETT-HEAPS *et al.* 1990) der Schalen innerhalb eines Individuums und ist einzigartig für Algen. Die Konsequenz dieses Phänomens kann eine starke Variabilität von Schalenstrukturen innerhalb einer Art sein (Tafel 1.4.2.4 a-h). Sehen die verkieselten Strukturen der Epi- und Hypotheka morphologisch gleich aus, spricht man von **isovalvaren**, anderenfalls von **heterovalvaren** Individuen, wobei der Anteil beider Typen von Individuen je nach Jahreszeit und Gewässertyp innerhalb einer Art variieren kann (TEUBNER 1995, vgl. Halbzellenbildung der Desmidiaceales bei Grünalgen, Tafel 1.4.2.2 a). Da für eine Reihe von Kieselalgen nicht nur die

Mächtigkeit des Vorkommens (Abundanz) sondern auch die vom Milieu abhängige Variabilität in der Merkmalsausbildung festgestellt werden kann (GEISSLER 1970, 1982), lässt sich die Häufigkeit von Schalenmustern (Formen, Varietäten, Arten) zur Bioindikation nutzen (u.a. Trophie, Versauerung, Salinität; s. auch Kap. 1.2 und Kap. 2.3). Auch der Lebensraum kann Einfluß auf die Morphologie haben. So sind pelagiale Kolonien von *Tabellaria flocculosa* (ROTH) KÜTZ sternförmig, benthische Kolonie derselben Art kettenförmig aufgebaut. Die Kieselalgentaxonomie (ETTL *et al.* 1998, ROUND *et al.* 1992) stützt sich auf die Struktur der Kieselalgeschalen, die mittels H_2O_2 oder Säuren zwecks Beseitigung des organischen Zellmaterials präpariert werden. Weitere wichtige Zellmerkmale der Kieselalgen, wie z.B. die Lage und Gestalt von Chloroplasten, Pyrenoiden (s. Chlorophyta) und Vakuolen (Cox 1996), finden taxonomisch seltener Beachtung.

Chrysophyceae (Goldalgen), Tafel 1.4.2.4 n-q.

Die Chrysophyceen sind einzellige bis koloniebildende Algen der Heterokontophyta (Box 1.4.2.1). Sie sind im Pelagial im Pico-, Nano- und Mikroplankton sowie als festsitzende Formen im Phytobenthos vertreten (*Kephyrion*). Analog den Chlorophyceen weisen die Goldalgen unterschiedliche **Organisationsniveaus** auf: monadoide einzellige (*Ochromonas*), monadoide koloniebildende (*Synura*, *Uroglena*, *Dinobryon*, Tafel 1.4.2.4 n-o) sowie amöboide und capsale (tetrasporale) (*Chrysocapsa*) Arten. Bei begeißelten Formen sind die zwei **Geißeln** heterokont und dienen der Fortbewegung bzw. dem Heranstrudeln von Nahrungspartikeln (s. unten Phagotrophie bei *Dinobryon*, Tafel 1.4.2.4 o). Assimilationsprodukte sind Chrysolaminarin und Fette. Viele Arten bilden als Ruhestadien **Zysten**, welche beim Auskeimen flagellate Zellen freisetzen. Die Oberfläche und Form dieser Zysten ist bei Chrysophyceen vielfach art- oder gruppenspezifisch. Die Zysten bleiben wie die verkieselten Diatomeenschalen in Sedimenten gut erhalten und sind daher wichtige Indikatoren für frühere Seezustände (s. Kap. 1.2).

Die Pigmentzusammensetzung der Chrysophyceen ähnelt dem Pigmentmuster der Kieselalgen. Die goldgelbe Färbung der Algen resultiert aus der Maskierung der Chlorophylle a und c durch das akzessorische **Fucoxanthin** (Abb. 1.4.2.1 a, b). Einige Vertreter (*Synura*, *Mallomonas*) besitzen **verkieselte Schuppen** an der Zelloberfläche (Tafel 1.4.2.4 p-r). Die Form und Struktur der Schalenschuppen wird als charakteristisches Merkmal solcher Arten bewertet. Allerdings ergibt sich auch hier in Analogie zu den Zellwandstrukturen der Kieselalgen eine deutliche Variationsbreite der Kieselschuppenmorphologie in Abhängigkeit von abiotischen Faktoren, wie Temperatur, Leitfähigkeit und Nährstoffsituation (GUTOWSKI 1996, HAHN *et al.* 1996).

Chrysophyceen sind weit verbreitet; von nährstoffarmen bis hin zu nährstoffreichen Gewässern (GUTOWSKI 1997, SANDGREN 1988). **Dinobryon-Massenentwicklungen** treten häufig abrupt unmittelbar nach Einsetzen der **thermischen Schichtung** auf und sind somit an eine starke Temperaturzunahme im späten Frühjahr gebunden (DOKULIL & SKOLAUT 1991). Diese *Dinobryon*-Blüten, initiiert durch extreme Witterungsbedingungen, bewirken häufig eine bräunliche Fär-

bung und einen unangenehmen gülleartigen **Geruch** des Wassers. Die Ernährungsweise der Chrysophyceen ist allgemein autotroph, wobei sich aber einzelne Gattungen, wie z.B. *Dinobryon*, auch **phagotroph** von Bakterien ernähren (SOMMARUGA & PSENNER 1992). Damit können solche Algen direkten Einfluss auf das Bakterioplankton nehmen und diese als Konkurrenten um das Phosphat ausschalten.

Dinoflagellaten (Dinophyta), Tafel 1.4.2.4 k-m.

Die Dinoflagellaten sind einzellige begeißelte Organismen mit autotropher und phagotropher Ernährungsweise. Die häufig großen Zellkörper speichern Stärke und enthalten, wie andere Chromophyta, Chlorophyll-a und -c (Abb. 1.4.2.1 b). Ein typisches Begleitpigment ist das **Peridinin** (Abb. 1.4.2.1 a). Bei *Ceratium* (Tafel 1.4.2.4 k) und *Peridinium* (Tafel 1.4.2.4 l-m) bilden zellulosehaltige Platten einen Panzer; im Gegensatz dazu fehlen *Gymnodinium* diese Zellwandstrukturen („nackte“ Flagellaten). Dinoflagellaten sind positiv phototaktiv, d.h. sie orientieren sich bei der **Vertikalwanderung** (HEANEY & TALLING 1980, NAUWERCK 1963) in der Wassersäule an der Lichtquelle. Die Migration bei *Peridinium* verläuft in Abhängigkeit von der Tageszeit; der Flagellat wandert vom zeitigen Morgen bis zum späten Nachmittag aktiv in oberflächennahe Wasserschichten, in der Nacht dagegen in tiefe Wasserschichten (POLLINGHER 1988). Starke Turbulenzen des Seewassers, z.B. verursacht durch Sturm, können Abwärtswanderungen von *Peridinium*populationen oder deren Absterben bewirken (POLLINGHER 1988). *Gymnodinium* und *Ceratium* können in tiefen Wasserschichten sogenannte **tiefe Chlorophyllmaxima** bilden (LINDHOLM 1992, vgl. Cyanobacteria und Cryptophyta).

Cryptomonaden (Cryptophyta), Tafel 1.4.2.4 i-j

Die Cryptophyta sind einzellige dorsiventrale Algen mit zwei unterschiedlich langen **Geißeln**, welche der Fortbewegung dienen. Besonderheiten im Zellbau sind der Schlund und die Ejektosomen (dienen ruckartigen Bewegungen, Tafel 1.4.2.4 i-j). Die Zelloberfläche besteht aus einem eiweißhaltigen Periplasten, der aus Platten aufgebaut ist. Die Form der Platten ist taxonomisch relevant, aber nur im Rasterelektronenmikroskop erkennbar. Reservestoff ist Stärke, die außerhalb der Chloroplasten in Pyrenoiden gespeichert wird. Analog zu den Chromophyta (s. oben) besitzen auch die Cryptophyta Chlorophyll-a und -c. Weitere Markerpigmente sind lipophile Carotinoide, wie **Alloxanthin** (Abb. 1.4.2.1 a) und α -Carotin sowie hydrophile Biliproteine (**Allophycocyanine** und **Phycoerythrine**). Damit sind die Cryptophyta die einzigen im Plankton vorkommenden eukaryotischen Algen, bei denen die akzessorischen **Biliproteine** gebildet werden. Diese Pigmentgruppe tritt ansonsten nur bei den Cyanobakterien und den **Rhodophyta** auf, wobei die zuletzt genannte Gruppe, mit nur wenigen Süßwasserarten, im Benthos der Binnengewässer anzutreffen ist.

Die Cryptophyta treten meist subdominant in Gewässern unterschiedlicher Trophie auf, können aber auch kurzfristige Algenblüten hervorrufen (DOKULIL 1988, KLAVENESS 1988, STEWART & WETZEL 1986). *Cryptomonas* (Tafel 1.4.2.4 i) und

Rhodomonas (Tafel 1.4.2.4 j) sind dabei typische Vertreter in epilimnischen Planktongemeinschaften. Allerdings können die Cryptophyta, ähnlich wie die Cyanobakterien, auch in Wasserschichten unter der euphotischen Zone (z.B. an der **Chemokline**) vermehrt vorkommen und dort ein **tiefes Chlorophyllmaximum** bilden. Der Extrakt von hydrophilen Biliproteinen aus *Cryptomonas undulata* GERVAIS weist ein Absorptionsmaximum bei 566 nm auf (GERVAIS 1997a). Das bedeutet eine höhere Absorption für grünes Licht, welches bis in tiefe Wasserschichten vordringt (vgl. Cyanobakterien). Der **chromatischen Adaptation** wird eine größere Bedeutung für die in tieferen Wasserschichten lebenden Cryptophyta beigemessen als der Adaptation an veränderte Nährstoffressourcen durch **Phagotrophie** (Bakterienaufnahme, z.B. GERVAIS 1997b).

Weitere Algengruppen, wie z.B. die **Xanthophyceae** und die **Haptophyceae**, sind ebenfalls in den Algengemeinschaften des Seenplanktons vertreten, erreichen aber meist nur geringe Biovolumenanteile. Im Benthos bildet die fädige *Vaucheria* (Xanthophyceae) z.T. dichte Rasen.

1.4.2.2 Ökologische Relevanz der Individuengröße

Die Einteilung des Phytoplanktons in Größenklassen basiert häufig auf einer logarithmischen Skala (Abb. 1.4.2.2). Die Phytoplankton-Größenklassen werden dementsprechend als **Pico-, Nano-, Mikro-, Meso- und Makroplankton** bezeichnet. Je nach Fragestellung oder Methode der Größenfraktionierung kann die Einteilung aber auch beliebig anders definiert werden. So wird z.B. zur Bewertung der Nahrungsgrundlage für das Zooplankton häufig die Größenfraktion „nicht-fressbares“ Netzplankton, welche Algen größer 30 µm umfasst, herangezogen. Entscheidend ist, dass keine der Größeneinteilungen des Phytoplanktons mit einer klaren taxonomischen Abgrenzung einher geht. Selbst das Picoplankton mit einer geringen Größenspannweite von nur 0,2–2 µm ist taxonomisch divers zusammengesetzt (Tafel 1.4.2.1 a, h-i, 1.4.2.2 f). Neben Cyanobakterien, die häufig hohe Zellzahlen bzw. große Biovolumina erreichen, sind auch eukaryotische Algen, wie hauptsächlich Chlorophyceen neben Chrysophyceen, Cryptophyta und Diatomeen, typische Vertreter dieser sehr kleinen Algenfraktion (APP, „**autotrophic picoplankton**“; STOCKNER & ANTIA 1986, STOCKNER et al. 2000). So setzt sich beispielsweise die Zellzahl des APP in der euphotischen Zone des oligotrophen dimiktischen Stechlinsees im Jahresmittel zu 95 % aus einzelligen Cyanobakterien, zu 2 % aus kolonialen Cyanobakterien (*Aphanocapsa*, *Aphanothece*, Tafel 1.4.2.1 a) und zu 3 % aus eukaryotischen Algen (einzellige Grünalgen: *Choricystis minor* (SKUJA) FOTT, koloniebildende Grünalgen: *Neocystis diplococca* (HINDÁK) HINDÁK, *Pseudodictyosphaerium jurisii* (Tafel 1.4.2.2 f) zusammen (PADISÁK et al. 1997). Vergleichende Untersuchungen zwischen Gewässern lassen erkennen, dass die Anteile von pro- und eukaryotischen Algen am APP in Abhängigkeit von den physikalisch-chemischen Bedingungen variieren. Mit abnehmendem pH-Wert bzw. steigender Trophie nimmt tendenziell die Abundanz der Picocyanobakterien zugunsten der eukaryotischen Picoplankter ab, d.h. im Picoplankton

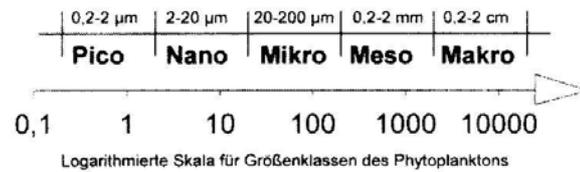


Abb. 1.4.2.2 Größenklasseneinteilung des Phytoplanktons.

dystropher und eutropher Gewässer dominieren zunehmend die Eukaryoten (KRIENITZ & HEHMANN 1997, SØNDERGAARD 1991, WEISSE 1993).

Obwohl sich die Größenklassen taxonomisch nicht abgrenzen lassen, ergeben sich eine Reihe ökologischer Konsequenzen in Abhängigkeit von der Größenstruktur des Phytoplanktons. Die ökologische Tragweite größenabhängiger Effekte ist in Tab. 1.4.2.1 zusammengestellt.

Vergleicht man beispielsweise zwei zellulär gleichartig aufgebaute kugelförmige Zellen, ergibt sich nach dem **Stokes'schen Gesetz** eine direkte Proportionalität zwischen Zellradius und **Sinkgeschwindigkeit** mit folgender Formel:

$$v = \frac{2g * r^2 * (\rho' - \rho)}{9\eta} \quad (1)$$

- v ... Sinkgeschwindigkeit [m s^{-1}]
- g ... Erdbeschleunigung [$9,8 \text{ m s}^{-2}$]
- r ... Radius der kugelförmigen Zelle [m]
- ρ' ... Dichte der sinkenden Algenzelle [kg m^{-3}]
- ρ ... Dichte des Wassers [kg m^{-3}]
- η ... dynamische Viskosität des Wassers [$\text{kg m}^{-1} \text{ s}^{-1}$].

Bei Abweichungen der Zellform von einer Kugel findet der Formfaktor als dimensionslose Korrekturgröße Berücksichtigung. Dieser Faktor wird aus dem Verhältnis der theoretischen Sinkgeschwindigkeit einer Kugel und der tatsächlich gemessenen Sinkgeschwindigkeit einer entsprechenden Alge gleichen Zellvolumens berechnet (REYNOLDS 1984a). Die Gleichung 1 nimmt dann folgende Gestalt an:

$$v = \frac{2g * r^2 * (\rho' - \rho)}{9\eta * \phi} \quad (2)$$

Damit nimmt die Sinkgeschwindigkeit mit größer werdendem Zelldurchmesser, zunehmender Zelldichte und abnehmendem Formwiderstand zu. Im Vergleich mit einer Zunahme der Zelldichte wirkt sich die Zunahme des Zelldurchmessers drastischer auf die Erhöhung der Sinkgeschwindigkeit aus, da dieser quadratisch in die Formel eingeht. Allerdings kann die Zelldichte sowohl durch Bildung intrazellulärer Gasvesikel bei Cyanobakterien als auch durch Vakuolen bei eukaryotischen Zellen in erheblichem Maße reguliert werden. Je stärker die

Tab. 1.4.2.1 Ökologische Relevanz der Individuengröße in der Algengemeinschaft.

	spezifischer Parameter	kleinzellige Algen	großzellige Algen	Referenz
Sinken und Schweben:	Sinkgeschwindigkeit	niedrig	hoch	Stokes'sches Gesetz
Aufnahme von Nährstoffen:	Oberfläche:Volumen-Verhältnis	hoch, impliziert hohen Anteil äußerer Membranen am Zellvolumen	niedrig, impliziert niedrigen Anteil äußerer Membranen am Zellvolumen	LEWIS (1976) GROVER (1989) RAVEN (1986)
intrazellulärer Transport	Effizienz durch hohe Packungsdichte	hoch, hoher Anteil innerer Membranen am Zellvolumen, relativ hoher C-Anteil pro Zellvolumen	niedrig, niedriger Anteil innerer Membranen am Zellvolumen, relativ niedriger C-Anteil pro Zellvolumen	RAVEN (1986, 1998)
Pigmentrelationen	Chl-a	hoher Chl-a-Gehalt pro Zellvolumen	niedriger Chl-a-Gehalt pro Zellvolumen	ELSER <i>et al.</i> (1986)
	Verhältnis von lichtsammelndem Chlorophyll plus Carotinoide zu lichtschützenden Carotinoiden	hohes Verhältnis von Chl-a zu β -Carotin, relativ niedrige Konzentrationen lichtschützender Carotinoide im Einklang mit Schwachlichtadaptation	Niedriges Verhältnis von Chl-a zu β -Carotin, relativ hohe Konzentrationen lichtschützender Carotinoide im Einklang mit Starklichtadaptation	BRICAUD <i>et al.</i> (1995) STUART <i>et al.</i> (1998) TEUBNER <i>et al.</i> (2000)
Wachstum, Photosynthese, Respiration:	spezifische Wachstums- und Photosyntheserate	hohe Wachstums- und Photosyntheserate	niedrige Wachstums- und Photosyntheserate	SMITH & KALFF (1983) MIZUNO (1991) TANG (1995)
	Respirationsrate	niedrige Respirationsrate	hohe Respirationsrate	TANG & PETERS (1995) RAVEN (1998) LAFOND <i>et al.</i> (1990) FRENETTE <i>et al.</i> (1996) HAPPY-WOOD (1993) TEUBNER <i>et al.</i> (2000)
UV- und PAR-Schutz:	Potenz der Schädigung in Abhängigkeit von intrazellulärer Packungsdichte	hoch	niedrig	RAVEN (1998) BERTONI & CALLILIERI (1999) s. Kap. 2.6
Nahrungskette:	Fraßdruck	hoch	niedrig	HRBAČEK 1964 s. Kap. 1.4.4

Zellform von der Kugelsymmetrie abweicht, wie es z.B. bei nadelförmige Zellen (Tafel 1.4.2.2 m-n, 1.4.2.3 i) und bei Diatomeen mit langen Zellfortsätzen gegeben ist (Tafel 1.4.2.2 h), um so mehr erhöht sich der Formwiderstand. Nicht zuletzt ist zu erwähnen, dass sich eine Vielzahl eukaryotischer Algen der Crypto-,

Chryso-, Dino- und Chlorophyceen mittels **Geißeln** (Tafel 1.4.2.2 c-d, 1.4.2.4 i-j, o) aktiv bewegen und damit dem Sinken entgegenwirken und ein aktives vertikales Einschichten bei fehlender Durchmischung in der Wassersäule realisieren können.

Für größere Zellen werden tendenziell höhere Konzentrationen an Zellinhaltsstoffen gemessen als bei kleineren Zellen. So ist beispielsweise der zelluläre Gehalt an Kohlenstoff, Stickstoff, Chlorophyll-a und sogar an DNA größenabhängig (s. Skalierbarkeit des Genoms in VELDHUIS *et al.* 1997). Größenabhängige Effekte mit Relevanz für die Ökologie der Algen lassen sich jedoch nur mit Bezug auf das Zellbiovolumen oder auf die Größenverhältnisse von funktionell gleichartigen Zellkomponenten erklären. So impliziert eine geringe Zellgröße einen großen Wert für das Verhältnis zwischen Zelloberfläche und Zellvolumen (großes Oberfläche:Volumen-Verhältnis, in der Folge kurz als O:V-Verhältnis bezeichnet), einen hohen Anteil äußerer Membranen am Zellvolumen und eine hohe Packungsdichte zellulärer Strukturen, wie innere Membranen und Pigmente, was letztendlich die **Effizienz transport- und wachstumsbezogener Prozesse** beeinflussen kann (Tab. 1.4.2.1). Kleine Phytoplanktonfraktionen, d.h. Algen mit großem O:V-Verhältnis, umfassen tendenziell Organismen mit guter Schwachlichtadaptation, hohen spezifischen Photosyntheseraten und niedrigen Respirationsraten. Umgekehrt erweisen sich Algen mit kleinem O:V-Verhältnis als starklichtadaptiert mit niedriger spezifischer Photosyntheserate und hoher Respirationsrate.

In Abb. 1.4.2.3 a werden die O:V-Verhältnisse für verschiedene Algengruppen verglichen. Große O:V-Verhältnisse weisen insbesondere die Ulotrichales (Chlorophyta), die oscillatorialen Cyanobakterien und die pennaten Kieselalgen auf. Das sind Gruppen, die hauptsächlich durch langgestreckte nadelförmige Zellen bzw. dünne Trichome repräsentiert werden. Kleine O:V-Verhältnisse sind dagegen typisch für großzellige Dinophyta und die häufig koloniebildenden volvocalen Chlorophyceen und chroococcalen Cyanobakterien. Algengruppen mit einer ausgesprochen niedrigen Schwankungsbreite des O:V-Verhältnisses findet man für die untersuchten Gewässer bei den Dinophyta und Ulotrichales. Dagegen deutet die hohe Variabilität des O:V-Verhältnisses bei den coccalen bzw. oscillatorialen Cyanobakterien, den chlorococcalen Chlorophyceen und den Conjugatophyceen auf eine erhebliche artenabhängige Größendiversität hin. Diese manifestiert sich durch die Größenunterschiede bei Einzellern und in der Fähigkeit zur Koloniebildung.

Für das **Picoplankton** ergibt sich der kleinstmögliche O:V-Wert von 3.000 [$\text{mm}^2 \text{l}^{-1} : \text{mm}^3 \text{l}^{-1}$], der dem einer Kugel mit dem Durchmesser von $2\mu\text{m}$ entspricht. Nadelförmige Zellformen bei Arten der Ulotrichales (*Koliella*), der pennaten Diatomeen und der Chlorophyceen (*Monoraphidium*, *Ankyra*, Tafel 1.4.2.2 m-n) können aber durchaus noch höhere Werte als 3.000 [$\text{mm}^2 \text{l}^{-1} : \text{mm}^3 \text{l}^{-1}$] erreichen, wodurch sich das O:V-Verhältnis des einzelligen Picoplanktons nicht gegenüber den anderen Algen abgrenzen lassen. Extrem hohe O:V-Verhältnisse werden allerdings von anderen Picoplanktern aufgrund noch kleinerer Zelldi-

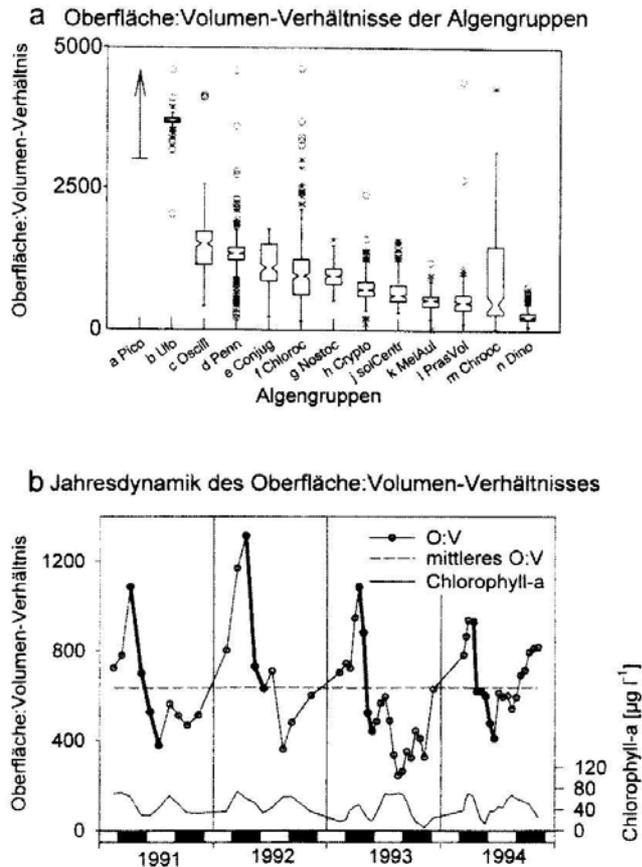


Abb. 1.4.2.3 a-b:

a: Oberfläche-Volumenverhältnisse der Algengruppen. Die Werte mit Ausnahme des Pico-planktons wurden durch 3505 Messungen in Phytoplanktonproben aus elf meso- bis hypertrophen Gewässern ermittelt. Für das Pico-plankton wurde der theoretisch kleinstmögliche Wert aus einer Kugel mit $2\mu\text{m}$ Durchmesser berechnet, der Pfeil verweist auf höhere Oberfläche-Volumenverhältnisse aller übrigen picoplanktischen Einzeller (Box-Whisker-Darstellung, Abk. von l. nach r.: Ulotrichales³, Oscillatoriales¹, Pennales², Conjugatophyceen¹, Chlorococcales³, Nostocales¹, Cryptophyta, solitäre zentrische Diatomeen², fadenartige Centrales (Melosira/Aulacoseira)², Prasinophyceen/Volvocales¹, Chroococcales¹, Dinophyta; 1-Cyanobakterien, 2-Diatomeen, 3-Chlorophyta s.l.).

b: Jahresdynamik des Oberfläche:Volumen-Verhältnisses und der Chlorophyll-a-Konzentration der Phytoplanktongemeinschaft in einem hypertrophen Flachsee (Großer Müggelsee 1990 bis 1994). Das Pico-plankton wurde nicht berücksichtigt (a und b nach TEUBNER, 1996).

mensionen oder Abweichungen von der Kugelform realisiert (Ellipsoide, Stäbchen, s. Pfeil in Abb. 1.4.2.3 a).

Die Jahresdynamik der Größenstruktur einer Phytoplanktongemeinschaft kann anhand unterschiedlicher Kriterien bewertet werden:

- Algenarten können basierend auf einer Definition von Strategien nach physiologisch-ökologischen Kriterien (vgl. Tab. 1.4.2.1) klassifiziert werden. Die Phytoplanktonstruktur wird hinsichtlich jahreszeitlicher Dominanzverhältnisse dieser verschiedenen Strategen analysiert (z.B. **r- und K-Strategen**, Details s. MARGALEF in CUSHING 1989; REYNOLDS 1984b, 1986, 1988; SOMMER 1981).
- Über das **Maß der maximalen Zell-Längen (GALD**, „greatest axial linear dimension“, s. LEWIS 1976; aber auch „mean maximal linear dimension“ in REYNOLDS 1988) werden jahreszeitliche Änderungen der Größenspektren der Phytoplanktongemeinschaft beschrieben (BAILEY-WATTS 1986).
- Wird die Oberfläche sämtlicher Algenzellen in Relation zu deren Gesamtvolumen gesetzt, ergibt sich das **O:V-Verhältnis einer Phytoplanktongemeinschaft**. Dieses saisonal variierende Verhältnis zeigt das Mengenverhältnis zwischen Algen mit relativ großer Zelloberfläche gegenüber solchen Algen mit relativ kleiner Oberfläche an (vgl. Tab. 1.4.2.1).

Abb. 1.4.2.3 b zeigt über einen Zeitraum von vier Jahren eine typische Periodizität in der Jahresdynamik der O:V-Verhältnisse einer Phytoplanktongemeinschaft in einem nährstoffreichen See. Die O:V-Verhältnisse nehmen im Frühjahr mit zunehmender Algenbiomasse zu und erreichen höchste Werte zeitgleich mit dem Frühjahrsmaximum des Chlorophyll-a-Werts. Diese Dominanz von Arten mit einem großen O:V-Verhältnis im Frühjahrsplankton wird auf eine Selektion von **r-Strategen** zurückgeführt. So entwickeln sich unter den Bedingungen der nicht-limitierten Nährstoffverfügbarkeit im zeitigen Frühjahr insbesondere schnell wachsende Arten mit meist kleinen Zellkörpern (REYNOLDS 1986, 1988; SOMMER 1981). Es sind Plankter mit einem niedrigen Verhältnis zwischen Respiration und maximaler Photosynthese (HARRIS 1978), die außerdem durch eine vergleichsweise hohe Teilungsrate und einen hohen prozentualen Chlorophyll-a-Gehalt je Trockengewicht gekennzeichnet sind (Gruppen nach MARGALEF in CUSHING 1989). Wegen der einerseits kurzen Tageslänge im Frühjahr und dem andererseits hochfrequenten Licht/Dunkel-Wechsel in turbulenten Gewässern sind für diese Algenarten Schwachlicht-Bedingungen relevant (s. auch Pigmentrelation in Tab. 1.4.2.1).

Mit dem Rückgang des Anteils der Algenzellen mit großer Oberfläche und kleinem Volumen, nehmen die O:V-Verhältnisse vom Frühjahr zum Sommer ab. Dies wird hauptsächlich auf den zunehmenden **Fraßdruck** durch das Zooplankton zurückgeführt, da insbesondere die kleinzelligen Algen gut fressbar sind (SOMMER *et al.* 1986, s. Kap. 1.4.4).

Trotz einer erneuten leichten Zunahme des O:V-Verhältnisses im Sommer wird der langjährige Mittelwert nicht übertroffen (Abb. 1.4.2.3 b). Das Sommerplankton wird im Wesentlichen von koloniebildenden Algen bzw. Algen mit großen Zelldimensionen dominiert, auch wenn sich unmittelbar nach dem Klarwasserstadium wiederum Arten mit kleinen Dimensionen erneut entwickeln (s. auch BAILEY-WATTS 1986).

Damit tritt ein niedriges O:V-Verhältnis bei sommerlich hohen Lichtintensitäten (s. Pigmentrelation, UV- und PAR-Schutz in Tab. 1.4.2.1; s. Kap. 2.6), temporären Schichtungen (Sommerstagnation) und der Präferenz zur Stickstofflimitation auf. Nach SOMMER (1981) wird im Sommerplankton das „*Ceratium*-Stadium“ als eindeutigste Vorherrschaft der K-Selektion herausgestellt (*Ceratium*, Tafel 1.4.2.4).

1.4.2.3 Nährstoffe

Das von der Stoffmenge her am häufigsten auftretende Element der Erdkruste ist Sauerstoff (O), gefolgt von Silizium (Si), Aluminium (Al), Eisen (Fe), Calcium (K), Natrium (Na), Kalium (K) und Magnesium (Mg). Dagegen sind die acht häufigsten in Organismen gebundenen Elemente Wasserstoff (H), Sauerstoff (O), Kohlenstoff (C), Stickstoff (N), Calcium (Ca), Phosphor (P), Schwefel (S) und Kalium (K) bzw. Chlor (Cl) (KAIM & SCHWEDERSKI 1991). Diese Diskrepanz wirft die Frage nach der **Verfügbarkeit von Nährstoffen** für die Algen auf. Zwar nimmt beispielsweise das **Silizium** mehr als $\frac{1}{4}$ der Gewichtsprozent der obersten 16 km der Erdkruste ein (s. „Masseclarkes“ in BETECHTIN 1971) und tritt in Form von Silikaten (Sand) räumlich weit verbreitet auf, trotzdem ist es aufgrund der geringen Wasserlöslichkeit bei pH-Werten von 1 bis 9 nur begrenzt für Kieselalgen und Chrysophyceen verfügbar.

Beim Aufbau von pflanzlicher Biomasse sind mengenmäßig am stärksten die Elemente C, H, O, N, P und Si beteiligt und werden dementsprechend als **Makroelemente** bezeichnet. In geringem Maße werden sogenannte **Mikroelemente** (K, Ca, Fe und Mg) und in geringsten Mengen **Spurenelemente** wie Bor, Kobalt, Kupfer, Mangan, Molybdän, Nickel, Vanadium und Zink aufgenommen.

Die Beziehung zwischen der Konzentration des **Totalstickstoffs** (TN, „total nitrogen“) bzw. des **Totalphosphors** (TP, „total phosphorus“) und der Algenbiomasse, gemessen als Chlorophyll-a-Konzentration, wird häufig zur Kennzeichnung der trophischen Situation im Gewässer herangezogen (u.a. FORSBERG & RYDING 1980, s. Kap. 2.2).

Langfristige oder jahreszeitliche Mittelwerte der Nährstoffkonzentrationen lassen in vielen Gewässertypen eine Prognose der Algenbiomasse zu. Im Detail allerdings basiert die Beziehung zwischen den Konzentrationen der Nährstoffe und dem Algenwachstum auf einer Reihe adaptativer Prozesse und ist dementsprechend vielgestaltig. Verschiedene mathematische Modelle zur Beschreibung spezifischer Wachstumsraten in Abhängigkeit von N und P werden in DROOP (1983), FALKNER *et al.* (1995), KOHL & NICKLISCH (1988) und WAGNER *et al.* (1995) diskutiert.

Erfolgt die Zugabe der Nährstoffe kontinuierlich wie bei einer Versuchsdurchführung mit Chemostat-Kulturen, ist im Fließgleichgewicht (steady state) die Ressourcenaufnahme unmittelbar an das Algenwachstum, d.h. einen Biomassezuwachs infolge Zellwachstum und Zellteilungen, gekoppelt (MONOD, 1950). Bei einem limitierten Wachstum, d.h. bei eingeschränkter Verfügbarkeit eines Nährstoffs, kommt es dagegen zu einer zeitlichen Entkopplung zwischen der Nährstoff-

aufnahme und dem Wachstum (Zweikompartimentmodell, DROOP 1973). Über einen sogenannten **Luxuskonsum** können Nährstoffe in überproportionalem Maße aufgenommen und zellintern (intrazellulär) gespeichert werden. Damit muss sich eine **Ressourcenaufnahme** nicht unmittelbar in einer **Ressourcennutzung**, d.h. in einem Wachstum, niederschlagen. Umgekehrt kann es zu Zeiten eines Nährstoffmangels (Nährstofflimitation) zu einem höheren Wachstum kommen als sich aus den externen Nährstoffkonzentrationen mit der Monod-Gleichung berechnen lässt, da **zellinterne Speicher** für den Wachstumsprozess genutzt werden. Im Falle der Cyanobakterien wird neben der zellinternen Speicherung von Phosphor und Stickstoff in Form von **Polyphosphat-** bzw. **Cyanophycingranula** (s. Cyanobakterien) die duale Funktion der **Phycobiline** als Pigment und zellinterner N-Speicher diskutiert (WYMAN *et al.*, 1985; RÜCKER & KOHL, 1994). Damit ist es für das Algenwachstum nicht gleichbedeutend, ob eine bestimmte mittlere Nährstoffkonzentration sich aus kontinuierlichen oder die gleiche mittlere Konzentration sich aus diskontinuierlichen, gepulsten Nährstoffgaben aufbaut (MAKULLA & SOMMER 1993, SOMMER 1983, 1985, 1993).

Neben den absoluten Konzentrationen von Ressourcen spielen auch relative Nährstoffänderungen eine nicht zu unterschätzende Rolle. Änderungen der absoluten Konzentrationen werden von Organismen wahrscheinlich sogar eher als relative Konzentrationsänderungen, d.h. als eine Erhöhung oder als eine Erniedrigung im Vergleich mit der vorherigen Konzentrationen wahrgenommen (vgl. BRAY 1995). So kann sich beispielsweise der Schwellenwert der P-Aufnahme, d.h. die Konzentration, unter der keine P-Aufnahme der Algen mehr möglich ist, bei phosphatlimitierten Algen auf vorangegangene externe Phosphatpulsungen einstellen und trotz leicht erhöhter bzw. erniedrigter neuer Pulse beibehalten werden (FALKNER *et al.* 1995, WAGNER *et al.* 1995).

Ein weiterer relativer Nährstoffbezug ergibt sich aus dem **stöchiometrischen Verhältnis** der Nährstoffe. Da sich eine Planktongemeinschaft zugleich aus silikatnutzenden Kieselalgen und Chrysophyceen sowie aus Vertretern übriger silikatfreier Algen zusammensetzt, ist neben Stickstoff und Phosphor auch das Silizium als Makronährstoff von Bedeutung. Das mittlere molare Verhältnis für eine Algenbiomasse ist C:Si:N:P = 106:17:16:1 (berechnet nach HARRIS 1986). Ursprünglich wurde das zelluläre Verhältnis N:P = 16:1 von REDFIELD (1958) für marine Algenbiomassen gemessen. Spätere Vergleiche mit planktischen wie auch benthischen Algengemeinschaften aus Seen zeigten eine prinzipielle Übereinstimmung mit diesem **Redfield-Verhältnis**, auch wenn im Süßwasser eine größere Schwankungsbreite gemessen wurde (HECKY *et al.* 1993, HILLEBRAND & SOMMER 1999, RHEE & GOTHAM 1980). Das molare Verhältnis **Si:N:P = 17:16:1** stellt ein **Verhältnisoptimum** dar und dient als Anhaltspunkt, welches Nährelement mit höherer Wahrscheinlichkeit limitierend sein kann. Nach dem Prinzip des Minimums von LIEBIG wirkt dasjenige Element wachstumslimitierend, das am wenigsten in seinem Minimalanteil verfügbar ist. In Konkurrenzexperimenten unter „steady state“-Bedingungen ergeben sich allerdings für die einzelnen Arten unterschiedliche Konkurrenzstärken bei verschiedenen optimalen N:P-, Si:P-

und Si:N-Verhältnissen. Die „**resource-ratio**“-Hypothese von TILMAN (1982) besagt, dass Arten, die überlegene Konkurrenten für eine Ressource sind, gleichzeitig unterlegene Konkurrenten für eine andere Ressource sind (s. auch SUTTLE & HARRISON 1988, VAN DONK & KILHAM 1990). Einschränkungen hinsichtlich der Übertragbarkeit der Versuchsergebnisse auf Phytoplanktongemeinschaften im Gewässer ergeben sich im Wesentlichen durch deren Bindung an „steady state“-Laborbedingungen, die im Gewässer meist nicht gegeben sind (SOMMER 1983, 1993). Abweichungen vom Verhältnisoptimum in einem Gewässer sind zwar nicht zwangsläufig mit einer Limitation einer gesamten Planktongemeinschaft gleichzusetzen, zeigen aber bei N:P > 16:1 eine höhere Wahrscheinlichkeit für eine Phosphorlimitation und bei N:P < 16:1 eine Präferenz zur Stickstofflimitation für einzelne Algenvertreter einer Planktongemeinschaft an (Indikation von Nährstofflimitationen für Freilandpopulationen s. u.a. RÜCKER 1992, RÜCKER & KOHL 1994). Für einen hypertrophen Fluss-See konnte gezeigt werden, dass Cyanobakterienblüten durch Unterschreiten des kritischen Verhältnisses TN:TP = 16:1 induziert werden. In Abhängigkeit vom Zeitpunkt des Unterschreitens entwickelt sich im Sommer entweder eine Blaualgengemeinschaft aus *Planktothrix agardhii* (Tafel 1.4.2.1 r-s) oder aus *Aphanizomenon flos-aquae* und *Microcystis* spp. (Tafel 1.4.2.1 b-c, n; TEUBNER *et al.* 1999).

Obwohl im eigentlichen Sinne für die Nährstoffaufnahme nur die gelösten anorganischen Fraktionen des Phosphors und des Stickstoffs algenverfügbare Ressourcen sind, können übergreifend auch die Konzentrationen des Totalphosphors und des Totalstickstoffs unter dem Aspekt der Nährstoffressource für Algen im Gewässer betrachtet werden. Ein Nachteil des Bezugs der Algenbiomasse auf die gelöste anorganische P- und N-Fraktion ist u.a., dass häufig im Gewässer insbesondere die ortho- PO_4^{3-} -Konzentrationen (bzw. deren Messung als SRP) über weite Zeiträume im Jahr unterhalb der Nachweisgrenze liegen (s. PO_4 -P und NO_3 -N in Abb. 1.4.2.4). Diese niedrigen Konzentrationen schließen aber nicht aus, dass Algen, die an die Limitation adaptiert sind, niedrige Nährstoffkonzentrationen bzw. -pulse mit hoher Affinität nutzen können.

Argumente für einen Bezug der Biomasse auf die Gesamtkonzentrationen sind folgende:

- Die jahreszeitliche Dynamik der Gesamtkonzentration (TN, TP in Abb. 1.4.2.4) verläuft in vielen Gewässern im Wesentlichen synchron zu den gelösten anorganischen Fraktionen des entsprechenden Elements. Fällt die anorganische Fraktion unter die Nachweisgrenze, ist trotzdem noch eine **Dynamik in den Gesamtkonzentrationen** zu erkennen.
- Die **zeitliche Entkopplung von Ressourcenaufnahme und Ressourcennutzung** impliziert, dass trotz Limitation externer Ressourcen über intrazelluläre P- und N-Speicher noch Wachstum, d.h. Biomassezunahme möglich ist (s. oben). Die intrazellulär gespeicherten Elemente sind über die partikuläre Fraktion als Bestandteil der Gesamtkonzentration erfasst.
- Eine **adaptative Nährstoffaufnahme** inklusive Schwellenwert orientiert sich an vorangegangenen Nährstofffluktuationen oder stellt sich unter Umstän-

den neu auf veränderte Pulsgaben ein. Das heißt, aufgrund der zeitlichen Gerichtetheit der Adaptationen muss nicht unbedingt die aktuelle externe Ressourcensituation für eine Ressourcenausschöpfung physiologisch relevant sein (s. oben).

- Bereits partikulär, d.h. in der Biomasse einer Alge, festgelegte Nährstoffe sind zwar momentan nicht für andere Algen verfügbar, können aber über Exkretion infolge metabolischer Umsetzung, Autolyse, mikrobiellen Abbaus und chemisch-physikalischer Lösungsprozesse nach kurzer Zeit wieder algenverfügbar werden. Hierbei kann insbesondere für den Phosphor und z.T. auch für den Stickstoff von einem **kurzgeschlossenen Kreislauf** im Zeitrahmen von Stunden bis Tagen ausgegangen werden.

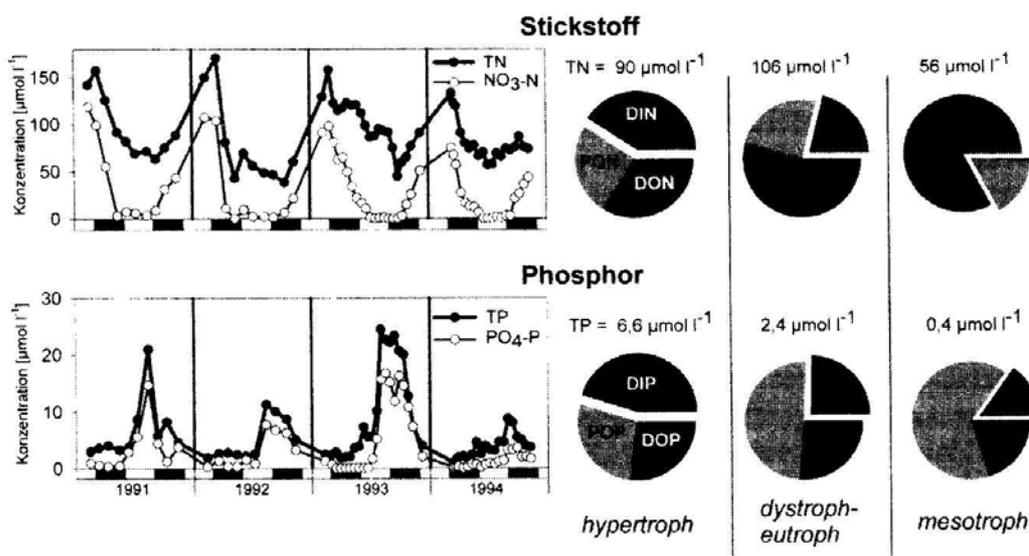


Abb. 1.4.2.4

Fractionen von Stickstoff und Phosphor in Gewässern. Links: Jahresdynamik von Totalstickstoff (TN) und Totalphosphor (TP) sowie gelöster Fraktionen (Nitrat: NO₃-N, Orthophosphat: PO₄-P). Kreisdiagramme: Anteil der Fraktionen an TN bzw. TP in Gewässern verschiedener Trophie: hypertroph (Großer Müggelsee), dystroph- bis eutroph (Krumme Lake), mesotroph (Mondsee).

Abkürzungen: DIN ... gelöster anorganischer Stickstoff, DON ... gelöster organischer Stickstoff, PON ... partikulärer organischer Stickstoff; analog für Phosphor: DIP, DOP und POP.

Im Gegensatz zu N und P werden bei Si keine kurzgeschlossenen Kreisläufe realisiert, da dieses Element nur schwer löslich ist. Auch bei der Verdauung der Algen durch das Zooplankton werden Siliziumstrukturen quasi nicht aufgeschlossen. Damit steht das biogen gebundene Silizium den übrigen Algen nicht unmittelbar wieder zur Verfügung. Die Silikatschalen der Diatomeen bleiben häufig sogar langfristig im Sediment erhalten (s. Kap. 1.2). Außerdem kann Si nicht zellulär gespeichert werden. Folglich lässt sich die Algenbiomasse auf die Gesamtkonzentrationen von N und P beziehen (FORSBERG & RYDING 1980, Abb.

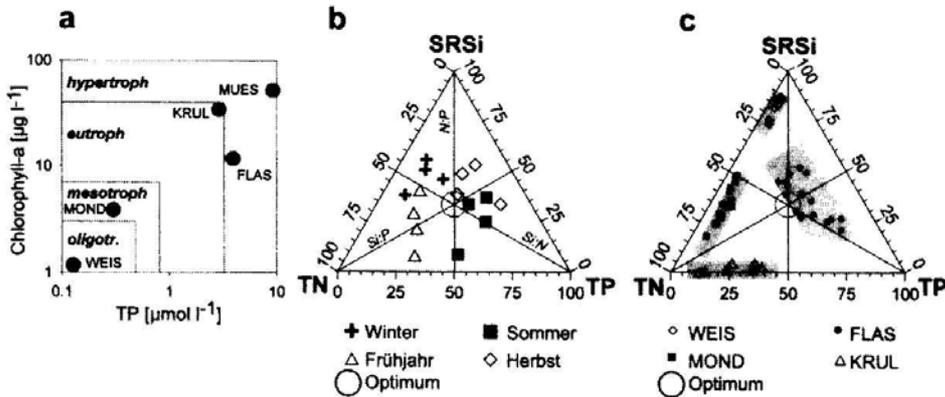


Abb. 1.4.2.5 a-c:

Nährstoffrelationen. a: Beziehung zwischen den Konzentrationen von TP und Chlorophyll-a zur trophischen Charakteristik von Gewässern (nach FORSBERG & RYDING 1980). b-c: Saisonale Variabilität der TN:TP:SRSi-Verhältnisse. Der Kreis zeigt das Verhältnis TN:TP:SRSi=16:1:17 (Optimum) als Schnittpunkt der Linien für die drei Verhältnisoptima N:P=16:1, Si:N=17:16 und Si:P=17:1 an. b: Gewässertyp mit physiologisch ausgewogener Schwankungsbreite der Konzentrationen aller drei Elemente, Beispiel hypertropher Fluss-See (Großer Müggelsee, Schwankungsbreite von TN entspricht der Streuung der Punkte entlang der Si:P-Linie, von SRSi und TP entlang der N:P- bzw. Si:N-Linie), c: Gewässertypen mit physiologisch unausgewogener Schwankungsbreite zwischen den drei Elementen: relativ konstanter Phosphor (Weissensee-WEIS und Mondsee-MOND, Punkte parallel zur SRSi:TN-Achse), konstantes Silizium (Krumme Lake-KRUL, Punkte parallel zur TN:TP-Achse) und konstanter Stickstoff (Flakensee-FLAS, Punkte parallel zur SRSi:TP-Achse) bei großer Schwankungsbreite der übrigen zwei Elemente. Beschriftung der Linien wie in b. Daten 1990-1993, Abkürzungen: TP-Gesamtphosphor, TN-Gesamtstickstoff, SRSi-gelöstes reaktives Silizium.

1.4.2.5 a), wohingegen für Si allein die algenverfügbare lösliche Fraktion (SRSi, „soluble reactive silica“) berücksichtigt werden sollte.

Der Anteil der anorganisch gelösten (DIN, DIP), der organisch gelösten (DON, DOP) und der partikulär gebundenen Fraktionen (PON, POP) des Totalstickstoffs bzw. -phosphors (TN, TP) ist je nach **Seetyp** und **Trophie** unterschiedlich. So ist beispielsweise der Anteil organisch gelösten Stickstoffs (DON, s. Abb. 1.4.2.4) aufgrund gelöster Huminstoffe in einem dystrophen See (Braunwassersee, Moorsee) im Vergleich zu anderen Seen relativ hoch. Ungeachtet dieser unterschiedlichen Zusammensetzung von TN und TP lässt sich die Dynamik der TN:TP:SRSi-Verhältnisse in Gewässern vergleichen. Prinzipiell findet man zwei Grundtypen, nämlich Seen mit physiologisch ausgewogenen und solche mit physiologisch unausgewogenen Schwankungen der drei Elemente. Die Verhältnisse TN:TP, SRSi:TN und SRSi:TP können im Jahresverlauf in „gleichwertigen“ optimalen Proportionen zueinander variieren (Abb. 1.4.2.5 b, „lakes with **balanced nutrient ratio dynamic**“, Seetyp: nährstoffreicher Fluss-See, TEUBNER & DOKULIL 2000). Im Jahresverlauf werden dabei folgende **saisontypische Nährstoffrelationen** sukzessiv durchschritten:

- Von hohen Si:N-Verhältnissen bei hohen N:P-Verhältnissen im Winter,
- über niedrige Si:N-Verhältnisse bei hohen N:P-Verhältnissen im Frühjahr,
- zu niedrigen Si:P-Verhältnissen bei ebenfalls niedrigen N:P-Verhältnissen im Sommer
- und schließlich zu hohen Si:P-Verhältnissen bei niedrigen N:P-Verhältnissen im Herbst.

Dabei schwanken die Saisonwerte sukzessiv um das physiologische Verhältnisoptimum **TN:TP:SRSi = 16:1:17**. Eine starke Dynamik für alle drei Elemente ist allerdings eher die Ausnahme als die Regel. Viel häufiger ist in den Seen eines der drei Elemente relativ konstant bei vergleichsweise hoher Variabilität der übrigen zwei („lakes with **imbalanced nutrient ratio dynamic**“). Die Abweichungen vom Verhältnisoptimum sind charakterisiert durch:

- relativ konstante TN-Konzentrationen bei hoher Variabilität von SRSi und TP in hypertrophen Fluss-Seen (Beispiel Flakensee in Abb. 1.4.2.5 c)
- relativ konstante SRSi-Konzentrationen bei hoher Variabilität von TN und TP in eutrophierten Mooreseen (Beispiel Krumme Lake in Abb. 1.4.2.5 c)
- relativ konstante TP-Konzentrationen bei hoher Variabilität von SRSi und TN in mesotrophen Alpenseen (Beispiel Weissensee und Mondsee Abb. 1.4.2.5 c)

Hohe TP-Konzentrationen müssen damit beispielsweise nicht zwangsläufig an eine hohe Produktivität des Gewässer gekoppelt sein. So wurden für einen hypertrophen Fluss-See mit physiologisch unausgewogenen N:P:Si-Schwankungen trotz hoher TP-Konzentration unerwartet niedrige Chlorophyll-a-Konzentrationen gemessen (See 1 in Abb. 1.4.2.5 a, c; vgl. Kap. 2.2).

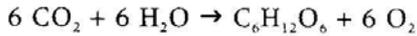
Während der saisonale Verlauf der TN:TP-Verhältnisse in vielen Seen vergleichbar abläuft, gibt es eine größere Diversität bei der Dynamik für SRSi:TN und SRSi:TP. Anhand meso- bis hypertropher Gewässer konnte gezeigt werden, dass ein Artenwechsel in der Phytoplanktongemeinschaft (Kieselalgen- und Cyanobakterienplankton) im Wesentlichen nur zweimal im Jahr, nämlich zum Aufbau eines **Winter/Frühjahrsplanktons** bzw. eines **Sommer/Herbstplanktons** vollzogen wird und dieser synchron zur Saisonalität von TN:TP verläuft. Dagegen hängen saisonale Schwankungen von Si gegenüber N und P stärker vom Gewässertyp ab (TEUBNER 2000).

Für detaillierte Zusammenhänge zur Ökologie und Ökophysiologie des Phytoplanktons sind HARRIS (1986), REYNOLDS (1984a), KOHL & NICKLISCH (1988), LAMPERT & SOMMER (1993) und SOMMER (1994) zu empfehlen.

1.4.2.4 Primärproduktion und Lichtadaptation

Die Bedeutung der Algen für ein Gewässer liegt ursächlich in der Primärproduktion, d.h. in der Umwandlung anorganischer in organische Stoffe unter Nutzung von Licht. Die dabei ablaufende Photosynthese in chlorophyllhaltigen Organis-

men lässt sich vereinfacht als Umwandlung von Kohlendioxid und Wasser in Glucose und Sauerstoff beschreiben:



Die Photosyntheserate wird meist über die Bildung des Sauerstoffs (**Sauerstoffmethode**) oder über die Assimilation von Kohlenstoff (**¹⁴C-Methode**) gemessen. Bei beiden Methoden geht man streng genommen von der Annahme aus, dass die Verlustprozesse in den Dunkelflaschen – also die Sauerstoffzehrung infolge Respiration bei der Sauerstoffmethode – bzw. der Blindwert von Kohlenstoff – aufgrund physikalischer Adsorption und Dunkelfixierung bei der ¹⁴C-Methode – in vergleichbarer Weise in den Hellflaschen ablaufen und metabolische Prozesse alleinig vom Phytoplankton herrühren (Beziehung zwischen Photosynthese des Phytoplanktons und bakterieller Produktion s. u.a. DOKULIL 1984). Über die Differenzbildung der Messwerte aus Hell- und Dunkelflaschen wird die **Brutto-Photosyntheserate** berechnet.

Der Vorteil der **Sauerstoffmethode** liegt im unproblematischen Arbeiten ohne radioaktive Stoffe und in der Möglichkeit zur Messung der Respiration begründet, ihr Nachteil in der geringen Empfindlichkeit (Messung nur in nährstoffreicheren Gewässern bei einem Chlorophyllgehalt von möglichst über 10 µg l⁻¹; GAARDER & GRAN 1927). Eine höhere Messempfindlichkeit ist mit der **¹⁴C-Methode** gegeben. Phytoplanktonproben wird eine definierte Menge radioaktiv markiertes ¹⁴CO₂ zugegeben. Man geht davon aus, dass neben dem natürlich vorliegenden CO₂ auch das radioaktive CO₂ von den Zellen bei der Photosynthese inkorporiert wird (STEEMANN-NIELSEN 1952). Nach einer Inkubationszeit von 3–4 Stunden wird im sauren Milieu das noch nicht aufgenommene ¹⁴C aus der Wasserprobe ausgeblasen („acid bubbling“-Methode, SCHINDLER *et al.* 1972) und folglich nur der partikuläre, also der in die Algenzellen aufgenommene, radioaktive Kohlenstoff gemessen. Bei anderen Methoden wird der partikuläre ¹⁴C über Filtration bestimmt, wobei dann auf das Vermeiden von Filtrierartefakten geachtet werden muss (GÄCHTER *et al.* 1984).

Die spezifische Photosyntheserate berechnet sich aus dem gebildeten O₂ bzw. dem inkorporierten C pro Chlorophyll-a und pro Zeiteinheit [mol O₂ (mg Chl-a)⁻¹ h⁻¹ bzw. mol C (mg Chl-a)⁻¹ h⁻¹]. Diese auf das Chlorophyll-a bezogene Rate variiert meist zwischen 3–30 mg O₂ (mg Chl-a)⁻¹ h⁻¹ bzw. zwischen 1–10 mg C (mg Chl-a)⁻¹ h⁻¹ (s. FALKOWSKI & RAVEN 1997, HARRIS 1978). In molarer Schreibweise sind das 0,09–0,94 mmol O₂ (mg Chl-a)⁻¹ h⁻¹ bzw. 0,07–0,71 mmol C (mg Chl-a)⁻¹ h⁻¹. Die Photosyntheseparameter werden ausführlich in FALKOWSKI & RAVEN (1997) und HARRIS (1978) definiert. Ein einheitliche Terminologie mit Bezug auf molare Angaben wird in SAKSHAUG *et al.* (1997) vorgeschlagen.

Die *in situ* Primärproduktionsraten werden meist im Vertikalprofil gemessen. Abb. 1.4.2.6 a, b zeigen für einen alpinen See das Vertikalprofil für die Lichtintensität (PAR, „**photosynthtic available radiation**“), die Algenbiomasse (angezeigt durch Chlorophyll-a) und die Primärproduktionsrate im März und im

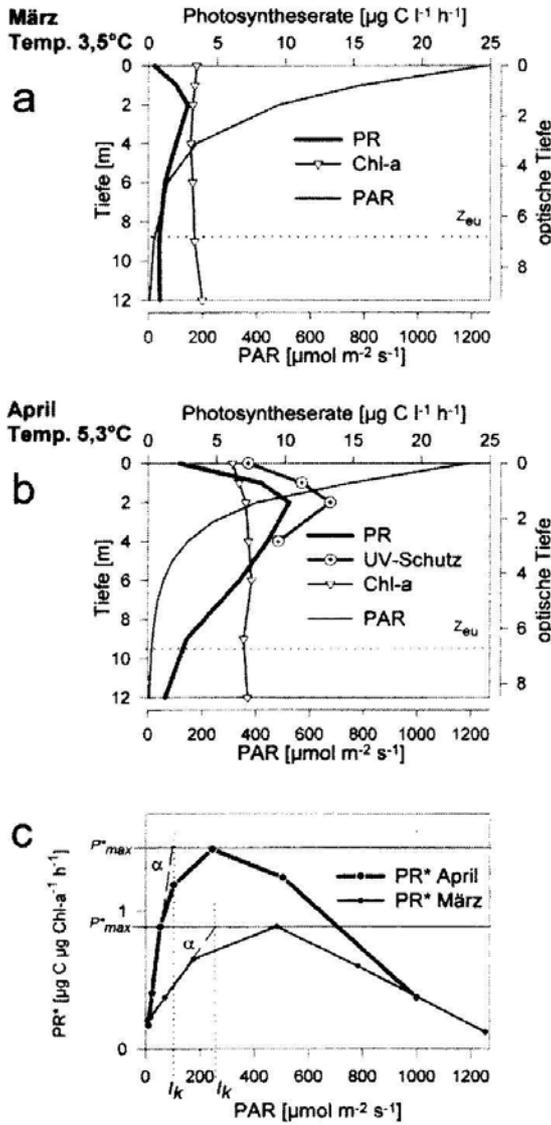


Abb. 1.4.2.6
Primärproduktionsraten im Vertikalprofil (a) im März und (b) im April (in situ, Mondsee). (c) Spezifische Photosyntheseraten (P^*) sowie graphische Darstellung für die maximale spezifische Photosyntheserate (P^*_{max}), den Lichtnutzungsparameter α und den Lichtsättigungsparameter I_k für März und April.

April. Zu beiden Zeitpunkten ist der Wasserkörper durchmischt und damit die Algenbiomasse (s. Chlorophyll-a) gleichmäßig vertikal verteilt. Die Primärproduktionsraten (PR) sind abhängig von der Lichtintensität und müssten theoretisch der Kurve des Lichtprofils folgen. In den tieferen Wasserschichten liegen die Lichtintensitäten meist im nicht-sättigendem Bereich, sodass sich hier mit Zunahme der Lichtintensität auch die Primärproduktionsrate erhöht. *In situ* Messungen der oberflächennahen Schichten zeigen dagegen häufig eine Erniedrigung der Rate infolge **Lichthemmung** bei über-sättigenden Lichtintensitäten. Deshalb wird im gezeigten Beispiel die maximale Primärproduktionsrate nicht etwa an der Wasseroberfläche, sondern in ca. 2 m Wassertiefe erreicht. Die Lichthemmung wird durch hohe Strahlungsintensitäten bei Wellenlängen im UV-Bereich (200–400 nm, BÜHLMANN *et al.* 1987; s. Kap. 2.6) sowie bei PAR (400–800

nm) bewirkt und verursacht eine Störung des Photosyntheseapparats. So kann bei Abschirmung der ultravioletten Strahlung zwar eine höhere Primärproduktionsrate im Vergleich zu den UV-ungeschützten Proben gemessen werden, aber eine Lichthemmung an der Oberfläche liegt weiter vor (Abb. 1.4.2.6 b, UV-Schutz durch Plastikrohre, die nur Wellenlängen > 400 nm durchlassen).

Es kann davon ausgegangen werden, dass die Lichthemmung im natürlichen Phytoplankton weniger stark ist, da die Algen entweder passiv durch Konvektionen entlang des vertikalen Lichtgradienten in der Wassersäule verteilt werden oder sich aktiv in bestimmten Schichten einordnen (s. Kap. 1.4.2.1). Damit halten sie sich nicht permanent an der Wasseroberfläche auf. Durch eine vertikale Bewegung der Flaschen während der Exposition im Gewässer, lässt sich die Einmischung der Algen in die Wassersäule simulieren und damit eine eher an das natürliche Lichtklima der Phytoplanktongemeinschaft angelehnte Primärproduktion messen (NIXDORF *et al.* 1990).

Die Transmission des Lichts in unterschiedlichen Gewässern lässt sich über die **optische Tiefe** (O.T., Talling 1957) vergleichen (Abb. 1.4.2.6. a, b) und wird mit folgender Formel berechnet:

$$O.T. = \frac{\epsilon_v \cdot z}{\ln 2} \quad (3)$$

ϵ_v ... vertikaler **Attenuationskoeffizient**

z ... Tiefe

Die optische Tiefe ist eine dimensionslose positive Zahl. Eine optische Tiefe von 0 entspricht der vollen Lichtintensität an der Wasseroberfläche, mit jeder Addition von 1 halbiert sich die Lichtintensität jeweils gegenüber dem vorangegangenen Wert, d.h. in einer optischen Tiefe von 1 sind noch 50 % des Lichts verfügbar, in der optischen Tiefe 2 genau 25 % usw. Bis in die optische Tiefe von 6,6 dringt ca. 1 % des Lichts der Wasseroberfläche durch. Damit entspricht die Wasserschicht im Bereich der optischen Tiefe von 0 bis 6,6 der **euphotischen Zone**, d.h. der Wasserschicht, in der ein ausreichendes Lichtangebot für die Photosynthese vorliegt. Eine grobe Abschätzung der euphotischen Zone über die **Sichttiefe** („secchi depth“) wird in Kap. 1.3 beschrieben.

Die **maximalen Photosyntheseraten** pro Chlorophyll-a (Abb. 1.4.2.6 c, maximale spezifische Photosyntheserate, P^*_{max}) erreichen im April höhere Werte als im März. Die Zunahme der Photosyntheseraten pro Algenbiomasse vom März zum April ist hier allerdings nicht auf das Lichtangebot, sondern vielmehr auf die Erwärmung des Wassers von 3,5 auf 5,3 °C zurückzuführen. Der Anstieg der spezifischen Photosyntheseraten im Bereich des niedrigen Lichtangebots wird als **Lichtnutzungsparameter α** definiert („maximum light utilization coefficient“, Einheit: $\text{mol C m}^2 (\text{mg Chl-a})^{-1} (\text{mol photons})^{-1}$) und als Maß für die photosynthetische Effizienz gewertet. Je höher α ist, um so effizienter kann das Licht im limitierten Bereich von der Algengemeinschaft genutzt werden. Die Algengemeinschaft im April ist im Schwachlicht photosynthetisch effizienter als je-

ne im März. Sie kann damit als schwachlichtadaptiert, jene im März dagegen als starklichtadaptiert bewertet werden. Der **Lichtsättigungsparameter** I_k („light saturation parameter“) ist die Lichtintensität, bei der die Photosynthese beginnt, lichtgesättigt zu sein. Im Gegensatz zum März ist im April die Lichtsättigung bereits bei einem relativ niedrigen Wert gegeben. Der Lichtsättigungsparameter berechnet sich aus P_{\max}^* und α wie folgt:

$$I_k = \frac{P_{\max}^*}{\alpha} \quad (4)$$

Eine höhere Lichtsättigung ergibt sich damit bei Erhöhung von P_{\max}^* bzw. bei Erniedrigung von α .

Die Adaptation an die **Lichtintensität**, d.h. Schwach- bzw. Starklicht, lässt sich auch anhand der Pigmentmuster erkennen. Die Carotinoide können in licht-sammelnde und lichtschützende Carotinoide untergliedert werden, wobei zu den ersteren Fucoxanthin, Peridinin, Prasinoxanthin und α -Carotin, zu den letzteren β -Carotin und die übrigen Carotinoide zählen (BRICAUD *et al.* 1995, ROWAN 1989, STUART *et al.* 1998). Eine Anpassung an Schwachlicht äußert sich in einem hohen Verhältnis von Chlorophyll-a zu lichtschützendem β -Carotin und einem relativ hohen Anteil lichtsammelnder Carotinoide gegenüber lichtschützenden Carotinoiden (TEUBNER *et al.* 2000). Umgekehrte Pigmentrelationen liegen bei starklichtadaptierten Algen vor. Im Bereich der Lichtsättigung nehmen im Vertikalprofil mit zunehmender Lichtintensität die lichtschützenden Carotinoide gegenüber den lichtsammelnden Pigmenten in einer Algengemeinschaft zu.

Bei den Cyanobakterien und Cryptophyta haben neben den fettlöslichen Carotinoiden gerade die wasserlöslichen Phycobiline als akzessorische Pigmente Bedeutung bei der Lichtanpassung (Kap. 1.4.2.1). Das Beispiel der ***in-vivo* Absorptionsspektren** von *Planktothrix agardhii* zeigt die Adaptationen an unterschiedliche Lichtintensitäten über die Gesamtheit aller fett- und wasserlöslichen Pigmente (Abb. 1.4.2.1 c). Bei Schwachlicht ergibt sich ein relativ niedriger Wert für das Absorptionsverhältnis bei 480 und 675 nm aber ein relativ hoher Wert für das Verhältnis bei 625 und 675 nm. Man findet also relativ niedrige Absorptionen im Bereich lichtschützender Carotinoide aber hohe Absorptionen durch licht-sammelnde Phycobiline.

Schwach- und Starklichtbedingungen können im Labor mit unterschiedlichen Lichtqualitäten simuliert werden, erstere durch längerwelliges, d.h. orange-rotes Licht, letztere durch kurzwelliges, d.h. blaues Licht. Eine Reihe von Algen sind zur **komplementären chromatischen Adaptation** befähigt und stellen sich bei Schwachlicht oder orange-rotem Licht (rot, energiearmes Licht) auf eine höhere Absorption im langwelligen Bereich, bzw. bei Starklicht oder grün-blauem Licht (blau, energiereiches Licht) auf eine höhere Absorption im kurzwelligen Bereich ein (vgl. Abb. 1.4.2.1 c). Allerdings ist noch nicht abgesichert, ob die molekularen Regulationsmechanismen der Pigmentverschiebungen bei der Adaptation an die Lichtintensität die gleichen wie bei der Anpassung an unterschiedliche Lichtqualitäten sind (TANDEAU de MARSAC *et al.* 1988).

Eine gute Übersicht zur Primärproduktion wird in FALKOWSKI & RAVEN (1997) und HARRIS (1978), zu den Pigmenten in ROWAN (1989) und JEFFREY *et al.* (1997) gegeben.