

Das Phytoplankton

Martin DOKULIL & Katrin TEUBNER

Abstract: As the title '**Phytoplankton**' implies, we focus on the algal component of the plankton primarily in fresh-waters. At the outset, a definition is given of the term plankton and what it contains, particularly for autotrophic organisms. Basic properties and strategies of the organisms living suspended in the water environment are outlined then. A brief historic section is devoted to the early development of the subject leading to the taxonomic description and depiction of the more central algal groups thriving in the phytoplankton. The mainly microscopic world of phytoplankton is described by certain examples central for the plankton structure, the water quality or the human usage of water resources. These groups include the cyanobacteria, the green algae, diatoms, chrysophytes, dinoflagellates and the cryptophytes. Their structure, biology and ecology is discussed in more detail, accompanied by colour photos exemplifying typical members of phytoplankton assemblages. Emphasis is also put to large genera often visible to the naked eye because many such species can become a nuisance in lakes and ponds. Finally the complex origin, lineage and evolution of the various algal groups are simplified portrayed.

Key words: algae, taxonomy, plankton dynamics, evolution, history.

Einleitung

Auf die Frage nach den wichtigsten Organismen auf unserem Planeten würde man wohl verschiedene Antworten bekommen, sicherlich aber kaum die richtige. Die korrekte Antwort ist nämlich „Algen“, insbesondere das Phytoplankton. Warum sind gerade diese meist mikroskopisch kleinen Organismen so bedeutsam für das Ökosystem Erde? Ohne ihre Fähigkeit aus anorganischen Stoffen mit Hilfe des Lichtes und der Aufnahme von Kohlendioxid organische Substanz zu bilden und dabei Sauerstoff abzugeben, wäre eine sauerstoffreiche Atmosphäre nicht vorstellbar. Dieser Prozess der Photosynthese wurde bereits von Bakterien, den Cyanobakterien erfunden und später von verschiedenen Algengruppen weiterentwickelt. Cyanobakterien existieren seit mindestens 2,7 Milliarden Jahren und gehören damit zu den ältesten Organismen der Erde. Im Laufe des Präkambriums, der Zeit zwischen 3,8 Milliarden und 540 Millionen Jahren vor heute, schufen sie eine sauerstoffreiche Atmosphäre, die die Entwicklung höheren Lebens im Wasser und zu Land überhaupt erst ermöglichte. Man schätzt heute, dass das Phytoplankton für die Produktion von 50 bis 80 % des Sauerstoffs in der Atmosphäre verantwortlich ist.

Was versteht man nun unter Phytoplankton? Der Begriff **Phytoplankton** bezeichnet eine verschiedenartig zusammengesetzte Gemeinschaft von im Allgemeinen mikroskopisch kleinen im Wasser frei schwebenden photoautotrophen Organismen. Das Wort leitet

sich vom altgriechischen φυτόν (phytón) „Pflanze“ und πλανκτόν (planktón) „das Umherirrende“ ab. Es benennt somit das pflanzliche passiv triftende Plankton im Gegensatz zum tierischen Plankton, dem Zooplankton, welches stärker zu einer gewissen Eigenbewegung befähigt ist, selbst wenn auch dieses nicht gegen Wasserbewegungen anschwimmen kann.

Da das Phytoplankton zu seiner Ernährung auf Licht angewiesen ist, dementsprechend photoautotroph genannt wird, kommt es nur in den oberen lichtdurchfluteten Wasserschichten, der euphotischen Zone des Meeres und der Binnengewässer vor. Das Sonnenlicht wird im Wasser absorbiert und zerstreut wodurch die Lichtstärke mit der Gewässertiefe exponentiell abnimmt. Die euphotische Zone endet per Definition dort, wo die Lichtstärke nur mehr 1% der Oberflächenhelligkeit beträgt. Je nach Trübung, Färbung oder Menge des Planktons variiert die Ausdehnung der euphotischen Zone von wenigen Zentimetern in extrem trüben Seen (z. B. Neusiedler See) bis zu 200 m im offenen Ozean. In den großen österreichischen Seen, wie etwa den tiefen Seen des Salzkammergutes und der Kärntner Seeregion, beträgt die Zone in der Photosynthese möglich ist (euphotische Zone), typischerweise je nach See etwa 10 bis 25 m im Jahresdurchschnitt, wobei große jahreszeitliche Schwankungen auftreten können.

Algenarten des Planktons, die ihren gesamten Lebenszyklus im Freiwasser vollziehen, werden als **Holo-**

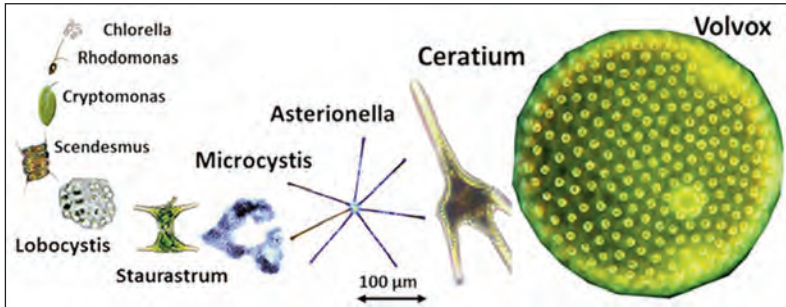


Abb. 1: Veranschaulichung der Algengrößen (Dokulil, Original).

plankton bezeichnet. Im Gegensatz dazu lebt das **Mero-plankton** nur zeitweise in der Planktongemeinschaft. Organismen, die nur zufällig für eine bestimmte Zeit im Plankton von Gewässern vorkommen, werden **Tycho-** oder **Pseudoplankton** genannt. Das Plankton großer Flüsse wird häufig als **Potamoplankton** benannt.

Die Größe der Organismen des Phytoplanktons reicht über drei Größenordnungen von 0,2 µm bis 200 µm (0,0002 - 0,2 mm), teilweise auch darüber (Abb. 1). Übertragen auf die terrestrische Vegetation entspricht dies dem Unterschied zwischen einem Grashalm und einem Baum. Dieses weite Größenspektrum wird verschiedentlich eingeteilt. Am häufigsten findet man folgende Abstufungen:

Picoplankton	0,2 - 2 µm
Nanoplankton	2 - 20 µm
Microplankton	20 - 200 µm

Daneben findet sich auch eine als „Netzplankton“ bezeichnete Größenfraktion, der allerdings eine einheitliche Definition der Maschenweite des Netzes mangelt. Häufig werden Netze von 25 bzw. 30 µm Maschenweite verwendet, es existieren aber auch Netze mit 10 µm weiten Öffnungen.

Die Vermehrung der pflanzlichen Planktonorganismen hängt wesentlich von der Konzentration an essentiellen Nährstoffen im Wasser ab. Neben diversen anderen Elementen und Spurenstoffen sind vor allem Phosphor, Stickstoff, Kohlenstoff und gegebenenfalls Silikat wichtig. Die Menge dieser im Wasser als Phosphate, Nitrate, Kieselsäure etc. vorliegenden Nährstoffe bestimmt bzw. begrenzt das Wachstum des Phytoplanktons und damit die Planktondichte. Durch die Fähigkeit zur Photosynthese stehen die Vertreter des Phytoplanktons als Primärproduzenten an der Basis des Nahrungsnetzes, oft verkürzt als Nahrungspyramide dargestellt - Phytoplankton dient als Nahrung des Zooplanktons, dieses wird von Friedfischen gefressen, welche ihrerseits Beute der Raubfische sind.

Eine wesentliche Voraussetzung für das Leben im Plankton ist die **Schwebfähigkeit**, da ansonsten die photosynthetischen Planktonorganismen durch ihr

(geringes) Übergewicht aus der oberflächennahen Zone mit ausreichendem Lichtangebot (euphotische Zone) absinken. Die Sinkgeschwindigkeit wird durch entsprechende Anpassungen an das Milieu möglichst verringert (WESENBERG-LUND 1900, SOMMER 1994). Dazu zählen in erster Linie die Größe der Zellen, Zellverbände bzw. Kolonien sowie der Formwiderstand. Schon die breite Größenvariation von mindestens drei Zehnerpotenzen ermöglicht Unterschiede in der Sinkgeschwindigkeit von 9 Zehnerpotenzen, weil die Absinkgeschwindigkeit quadratisch mit dem Radius zunimmt. Der Formwiderstand, der durch komplizierte Morphologien wie Fortsätze, Borsten, Stacheln und komplexe Kolonien geprägt wird, wurde früher fast ausschließlich als Mechanismus zur Verringerung der Sinkgeschwindigkeit gedeutet. Ihr Effekt ist zwar geringer als ursprünglich vermutet, führt aber häufig zu einem Fallschirmeffekt (REYNOLDS 2006). Wesentlicher sind Abweichungen von der Kugelgestalt. Da die Möglichkeiten des Formwiderstandes die Sinkgeschwindigkeit zu verringern begrenzt sind, werden komplexe Morphologien heute eher als Schutz vor dem Fraß durch Zooplankton gedeutet (SOMMER 1994).

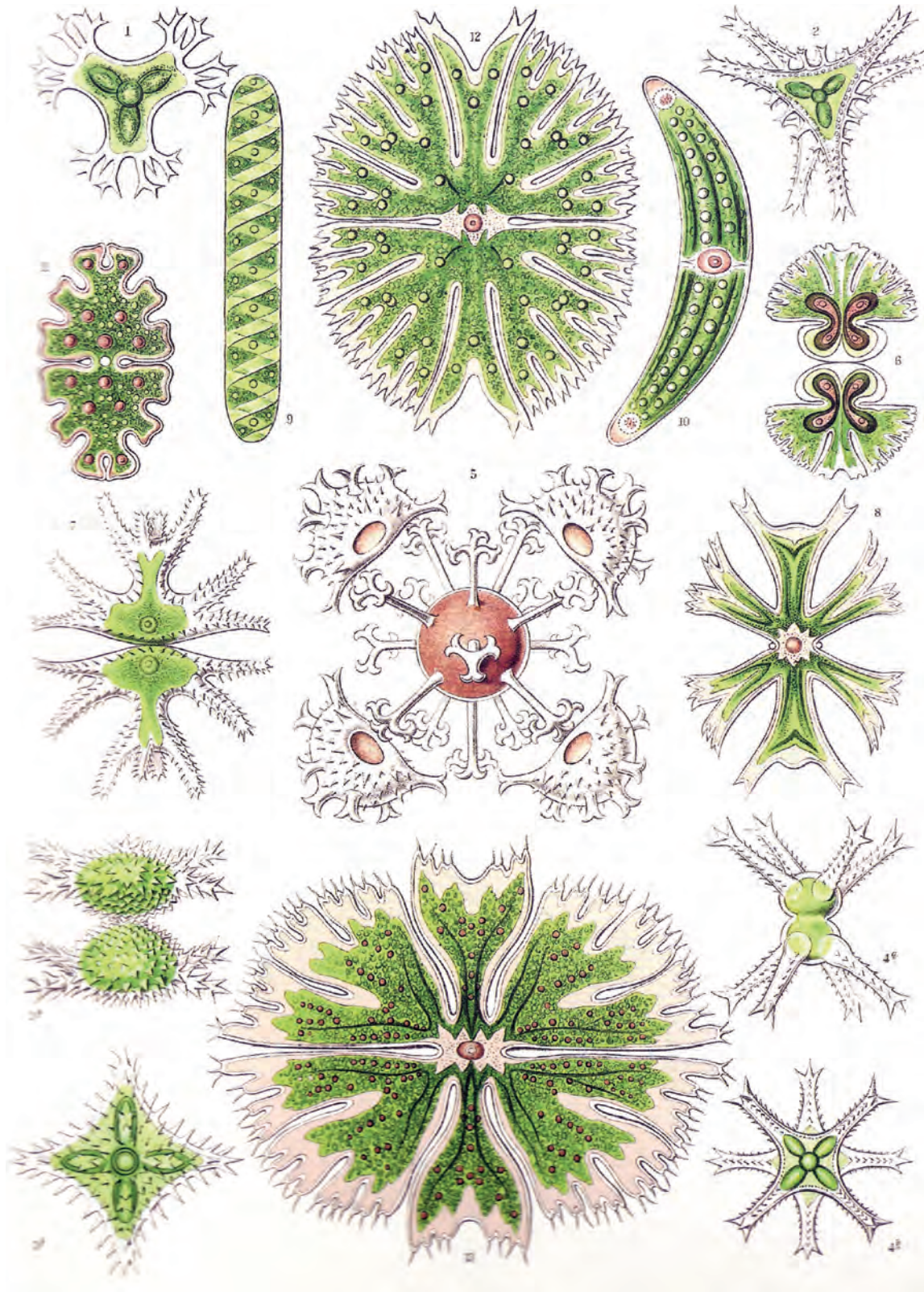
Die ungeheure Arten- und Formenfülle des Phytoplanktons, die in Abb. 2, bei CANTER-LUND & LUND (1995) und im Folgenden dargestellt wird, hat zur Formulierung des „**Paradoxon des Planktons**“ geführt (HUTCHINSON 1961). Man versteht darunter die scheinbare Diskrepanz zwischen der beobachteten Artenzahl des Phytoplanktons und den vorhandenen Ressourcen in einem offenbar weitgehend isotropen unstrukturierten Ökosystem. Da das Wachstum der Algen nur von wenigen Ressourcen (Licht, einige Nährstoffe) begrenzt wird, welche sie aus dem gemeinsamen Vorrat der durchmischten Oberflächenschichte des Gewässers beziehen, besteht keine Möglichkeit durch räumliche Trennung Konkurrenz zu vermeiden. Daher finden sich schon in kleinen Volumina mehrere 10 bis über 100 verschiedene Arten. Der Widerspruch zwischen dem Ausschluss Prinzip und dem Artenreichtum natürlicher Phytoplankton-Gemeinschaften beruht auf der Missachtung der zeitlichen Dimension des Ausschlusses und der Verwechslung dieses Begriffes mit dem Prozess der Konkurrenz (LAMPERT & SOMMER 1999).

Weiterführende Informationen und umfangreichere Hinweise zur Limnologie von Binnengewässern sind unter anderem in DOKULIL, HAMM & KOHL (2001) zu finden.

Kurzer historischer Exkurs

Als Begründer der systematischen Planktonforschung gilt der Meeresbiologe Johannes Peter Müller, der auf Empfehlung von Jacob Grimm diese im Wasser

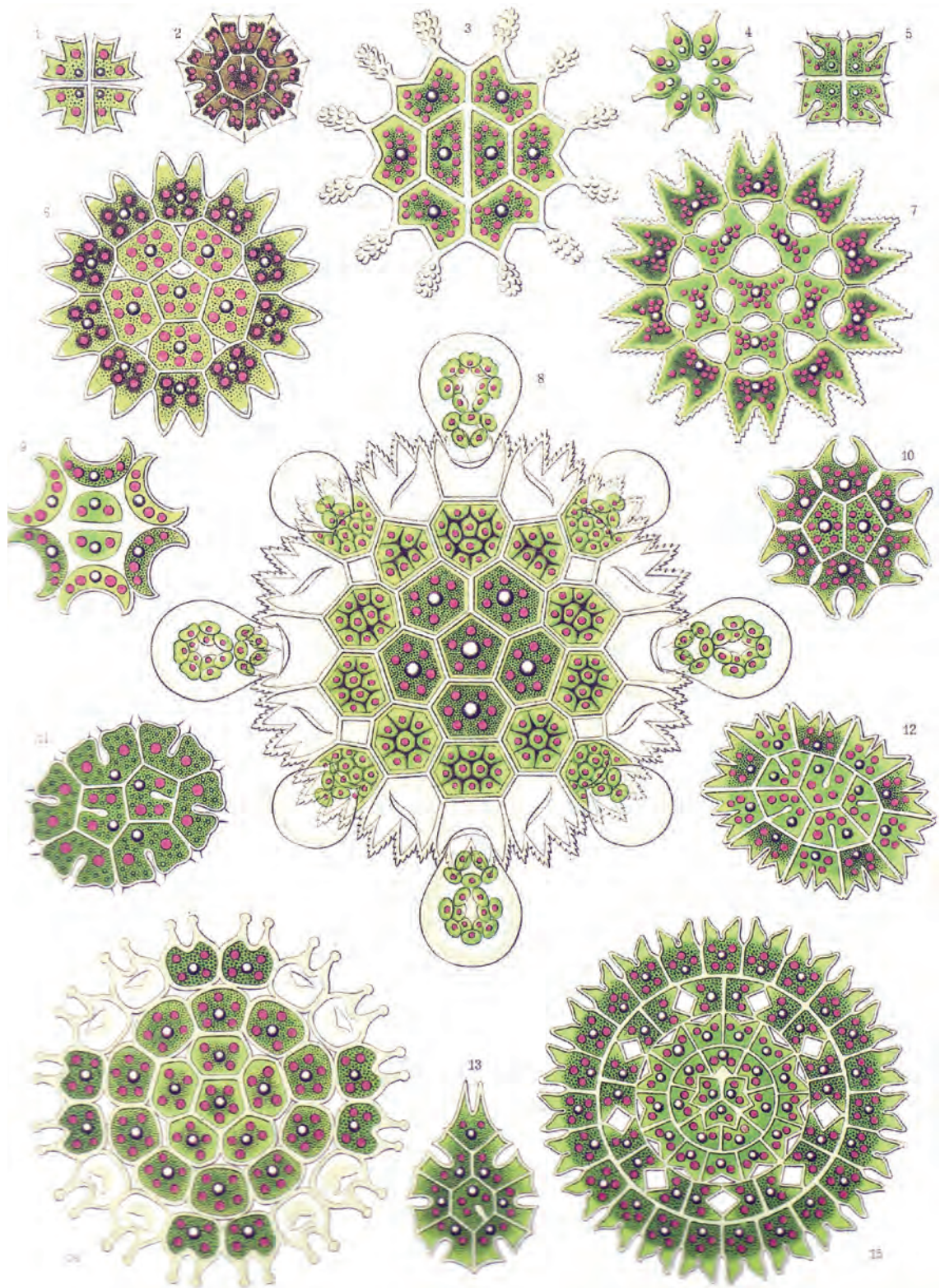
Abb. 2a: Zieralgen
(Desmidiaceen) aus
HAECKEL (1899)
Kunstformen der
Natur.
www.BioLib.de.



schwebenden Organismen ab 1846 als „Auftrieb“ bezeichnete. Später bürgerte sich der von Viktor Hensen geprägte Ausdruck „Plankton“ ein (Abb. 3). Hensen entwickelte zahlreiche Methoden und Verfahren, leitete unter anderem 1889 die Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung und gilt daher als „Vater der quanti-

tativen Plankton-Ökologie“ (HENSEN 1892). Nachdem das marine Plankton studiert und seine quantitative Verteilung untersucht wurde, übertrug Carl Apstein die gleichen Gesichtspunkte und Arbeitsmethoden auf das Süßwasserplankton (APSTEIN 1896). Das Erscheinen dieses Buches löste in Fach- und Laienkreisen ein unge-

Abb. 2b: Grünalgen
(Chlorococcales), von
Haeckel (1899)
Melethallia, gesellige
Algetten genannt.
www.BioLib.de.



heures Interesse für die Planktonkunde aus. Bereits 1892 konnte Otto Zacharias das private Forschungsinstitut „Biologische Station für Süßwasserforschung“ am Großen Plöner See, Deutschland eröffnen. Vorbild war die 1870 von Felix Anton Dohrn gegründete Zoologische Station Neapel. Zu dieser Zeit stand die Erfassung des Artenbestands des Planktons im Vordergrund (ZACHA-

RIAS 1891, 1907). Erstaunlich ist aber, dass bereits 1887 Studien über das Plankton hochalpiner Seen durchgeführt wurden (IMHOF 1887). In dem monumentalen Werk „Kunstformen der Natur“ von Ernst HAECKEL (1899) finden sich auch bereits Planktonformen des Süßwassers. Zwei seiner Original-Tafeln sind in Abb. 2 wiedergegeben.

Starken Aufschwung erfuhr die quantitative Planktonforschung durch die Veröffentlichungen von LOHMANN (1908, 1911) und seiner Entdeckung des **Nanoplanktons** welches er mittels einer Zentrifuge gewann. Lohmanns Veröffentlichungen wurden von Brehm, Woltereck und später Ruttner an der 1905 gegründeten „Biologischen Station“ in Lunz am See, Österreich aufgegriffen, erweitert und auf eine experimentelle Basis gestellt. Damit war die „klassische“ Periode der Planktonforschung eingeleitet, welche in zahlreichen Veröffentlichungen und der Abfassung von ersten Lehrbüchern der Limnologie, als Wissenschaft der Binnengewässer gipfelte (BREHM 1930, RUTTNER 1940). Die zweite Hälfte des 20. Jahrhunderts war sodann von einem enormen Aufschwung, einer Verbreiterung und Diversifizierung der Planktonforschung und der Limnologie insgesamt geprägt (SCHIEMER, dieser Band).

Die Algengruppen des Phytoplanktons

Das Wort „**Algen**“ umgangssprachlich benützt ist kein Taxon im Sinne der biologischen Systematik. Die Bezeichnung beinhaltet eine Reihe in sich weitgehend einheitlicher, untereinander aber sehr verschiedener Gruppen. Allen gemeinsam ist das für die Photosynthese wesentliche Pigment Chlorophyll-a. Deswegen und wegen der damit verbundenen funktionalen Übereinstimmung zu den Primärproduzenten im Gewässer zu gehören, werden auch die Cyanobakterien zu den „Algen“ gerechnet, obwohl sie zu den Prokaryoten (Organismen ohne echten Zellkern) gehören. All die anderen hier genannten Algengruppen gehören den Eukaryoten an (Zellen mit einem echten, vom Plasma sich abgrenzendem Zellkern).

In Ergänzung zu der prokaryotischen Gruppe der Cyanobakterien bieten sich eine Reihe von Möglichkeiten die Klassifizierung der eukaryotischen Algen vorzunehmen. Das hier vorgestellte System von VAN DEN HOEK (1993) bietet einen guten Überblick über die Vielfalt der Algen (Tabelle 1). Die Einteilung in Algenstämme, Algenklassen und Algengattungen nützt die Unterschiede in der Zusammensetzung der Pigmente, die Form der Thylakoide (Membransysteme in den Chloroplasten) und zahlreiche morphologisch unterscheidbare Merkmale, wie die Struktur der Zellwand, das Vorhandensein oder Fehlen von Geißeln, deren Anzahl, Verbandsbildung, Kolonieform etc (z. B. FOTT 1971, Ettl 1980). Jeder Stamm enthält mindestens eine Klasse, jede Klasse besteht aus verschiedenen Gattungen, die wiederum mehrere Arten enthalten können.

Einige wesentliche Gruppen des Phytoplanktons der Binnengewässer, d.h. die Cyanobakterien und verschiede-



Abb. 3: Viktor Hensen (1835-1924)
http://en.wikipedia.org/wiki/Viktor_Hensen.jpg.

dene eukaryotischen Vertreter, werden hier nachfolgend kurz beschrieben und charakteristische Vertreter in den Abbildungen 4-12 gezeigt. Mehr Details zu diesen Gruppen siehe TEUBNER (2001).

Cyanobakterien (**Cyanophyceae** oder **Cyanoprokaryoten**, alte Bezeichnung **Cyanophyceae** – „**Blaualgen**“ bzw. „**blue-greens**“ im englischen Sprachraum)

Cyanobakterien sind pigmenthaltige Prokaryoten, die sich sowohl der pelagischen (im Freiwasser lebend) als auch den benthischen Algengemeinschaften (an einem Untergrund wie Steinen als Aufwuchs anhaftend) zuordnen lassen. Neben dem Hauptpigment Chlorophyll-a werden eine Reihe von photosynthetischen Begleitpigmenten gebildet, wobei hier im wesentlichen die Phycobiliproteine, wie Phycoerythrin und Phycocyanin, sowie Carotinoide, wie Echinenone, Zeaxanthin, Myxoxanthophyll und β -Carotin genannt werden sollen (ROWAN 1989). Die charakteristisch blaugrüne Färbung vieler dieser Organismen resultiert aus der Maskierung des Chlorophyll-a durch den blauen Farbstoff Phycocyanin. Beim raschen Trockenfallen von Überzügen aus diesen Cyanobakterien, wird schnell das Chlorophyll-a

Tabelle 1: Einteilung der Algen nach VAN DEN HOEK (1993). Für die Gattungen und Arten sind die ungefähren Anzahlen der bisher bekannten Vertreter angegeben.

Stamm	Klasse	Gebäuchlicher Name	Gattungen	Arten
Heterokontophyta	Bacillariophyceae	Diatomeen / Kieselalgen	200	6000
	Chrysophyceae	Goldalgen	200	1000
	Phaeophyceae	Braunalgen	250	2000
	Chloromondophyceae		6	10
	Xanthophyceae	Gelbgrüne Algen	80	400
Dinophyta	Dinophyceae	Dinoflagellaten	120	1000
Cyanophyta	Cyanophyceae	Blaualgen	150	2000
Haptophyta	Haptophyceae		45	250
Cryptophyta	Cryptophyceae		12	120
Rhodophyta	Rhodophyceae	Rotalgen	600	4500
Eustigmatophyta	Eustigmatophyceae			5
Chlorophyta	Chlorophyceae	Grünalgen	500	8000
	Prasinophyceae			
	Charophyceae			
Euglenophyta	Euglenophyceae		40	800

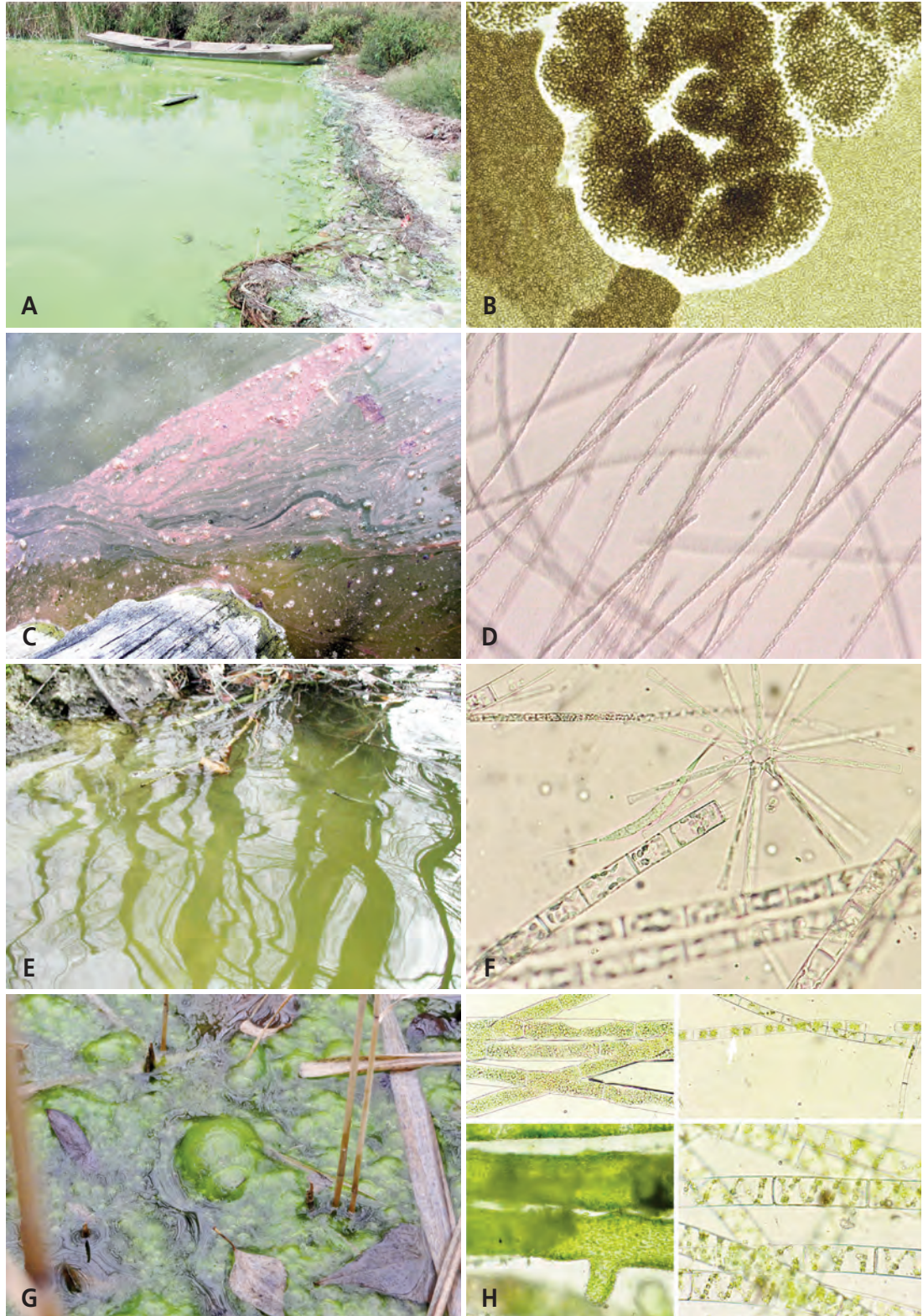


Abb. 4: Mit dem bloßen Auge erkennbare Algenblüten in Gewässern sowie das mikroskopische Bild der jeweiligen Algengemeinschaft: A-B Taihu, sommerliche Cyanobakterienblüte. (A) *Microcystis*-Blüte, blaue Phycocyanin-Färbung von abgestorbenen Cyanobakterien am Ufer, (B) Diverse Kolonien von *Microcystis* spp.; (C-D) Mondsee, sommerliche Cyanobakterienblüte (C) Bordeauxrote Aufrahmung von *Planktothrix rubescens*, (D) Solitäre Fäden von *P. rubescens*; (E-F) Klostersee, Frühjahrs-Diatomeenblüte, (E) Braungefärbtes Wasser sowie braune Überzüge am Ufer durch Kieselalgen, (F) Phytoplankton mit Kieselalgendominanz; (G-H) Kiessee mit Grünalgenmatten im Frühjahr, (G) Dichte Algenwatten bereits bevor das Schilf hoch wächst, (H) *Cladophora* sp. (links oben und unten), *Zygnema* (rechts oben, sternförmiger Chloroplast s. Pfeil), *Spirogyra* sp. (rechts unten). Fotos: Teubner, <http://www.lakeriver.at/>.

abgebaut und das Phycocyanin ist dann noch deutlicher erkennbar (Abb. 4a). Die Überzüge solcher türkis-blauen Biomasse, hat diesen Organismen dann auch den Namen „Blualgen“ gegeben. Für den Fall, dass weniger Phycocyanin, dafür aber Phycoerythrin das vorherrschende photosynthetische Pigment neben Chlorophyll-a ist, sehen diese „Blualgen“ nicht türkis bis blaugrün, sondern eher bordeauxrot aus (Abb. 4c). Der Zellaufbau der Cyanobakterien folgt prinzipiell dem der Prokaryoten, d.h. den Bakterien, und nicht dem der Eukaryoten. Daher sollte die alte Bezeichnung „Blualgen“ vermieden werden. Die zellinterne Speicherung von Phosphor bzw. Stickstoff erfolgt über Cyanophycin- (N-haltige Polypeptide) bzw. Polyphosphatgranula.

Die Cyanobakterien lassen sich systematisch in verschiedene Gruppen einteilen, wobei hier die ein- bis wenigzelligen Chroococcales sowie die fädigen Oscillatoriales und Nostocales erwähnt werden sollen, da diese häufige Vertreter in den Phytoplankton-Gemeinschaften sind (Abb. 7). Zur morphologischen Beschreibung der Taxa werden im Wesentlichen die Form und Anordnung der Zellen, der Typ der Zellteilung sowie die Lage der pigmenttragenden Membranen und Gasvesikel in den Zellen herangezogen. Für die im Süßwasser lebenden Cyanobakterien ergibt sich ein weites Größenspektrum. Viele Cyanobakterien bilden sehr kleine Einzelzellen, wie beispielsweise *Synechococcus* (CROSBIE et al. 2003), bei denen der Zelldurchmesser weniger als 2 µm beträgt. Diese Picoplankton-Formen (siehe oben) sind daher selbst unter einem guten Lichtmikroskop nur schwer zu erkennen. Andere Arten bilden bis zu über 1 cm große Aggregate in Gallertlagern, die dann kugelförmige Zellen (z. B. *Microcystis*, Abb. 4b; *Gloeotrichia*, Abb. 7f) bzw. Fäden (z. B. *Aphanizomenon flos-aquae*, Abb. 7g), einschließen. Diese Aggregate lassen sich selbst mit dem bloßen Auge im Wasser gut erkennen (Abb. 4a,b). Die zuletzt genannten Cyanobakterien, d.h. die koloniebildenden Formen, halten dem Fraßdruck des filtrierenden Zooplanktons besser stand als die kleineren Arten (u.a. HRBACEK 1964). Das Gleiten der Cyanobakterien auf festen Unterlagen wie Steinen oder Schilfhalmen im Wasser, dient der Bewegung in Microhabitaten. So wird hier beispielsweise das Gleiten von *Oscillatoria* in Abb. 5 gezeigt. Das Gleiten kann aber auch dem Positionswechsel der Fäden innerhalb einer Gallertkolonie, wie z. B. in einem Trichombündel, etwa bei *Aphanizomenon flos-aquae*, dienen (Abb. 7g). Mit der Selbstbeschattung im Kolonieninneren ist der Schutz des photosynthetischen Apparates nach Exposition bei zu hoher Lichtintensitäten gegeben. Trichome aus der Koloniemitte wandern zugleich an den Kolonierand, um so vorübergehend einen förderlich höheren Lichtgenuss zu erhalten.

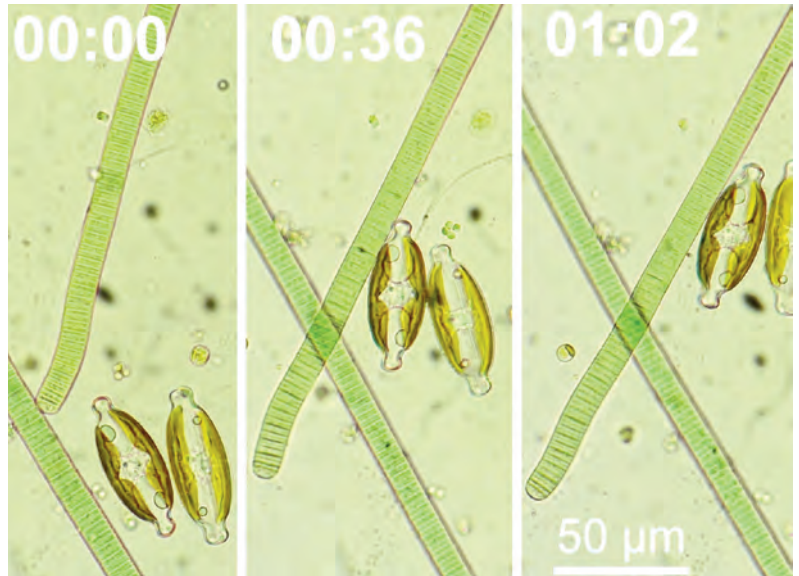


Abb. 5: Migration von Cyanobakterien (*Oscillatoria* sp., Oszillieren der Fäden) und Kieselalgen (*Stauroneis* sp., Gleiten der Zellen), der Beobachtungszeitraum beträgt hier etwa eine Minute. Beide „Algen“ sind im Teichplankton häufig vertreten, besiedeln aber auch das Sediment und Steine. Teich Biotop Auersthal. Fotos: Teubner, <http://www.lakeriver.at/>.

Die Nostocales können spezialisierte Zellen bilden, sogenannte Heterocyten (alte Bezeichnung „Heterocysten“) (Abb. 7e, g), welche in der Lage sind Luftstickstoff zu binden, um so Phasen ungenügender Stickstoffverfügbarkeit im Wasser (gelöstes $\text{NO}_3\text{-N}$, $\text{NH}_4\text{-N}$, $\text{NO}_2\text{-N}$) zu kompensieren. Allein aus der Anwesenheit der potentiell luftstickstoffbindenden Nostocalen (Abb. 7e-h), lässt sich allerdings keine N-Limitation im Gewässer herlei-

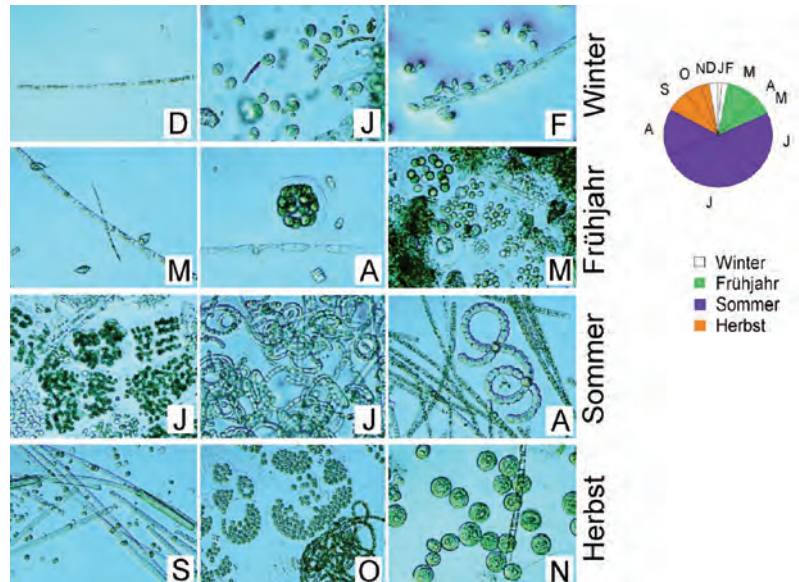


Abb. 6: Jahreszeitliche Entwicklung des Phytoplanktons in einem Moorsee (Bergknappweiher). Die Fotos im Lichtmikroskop (LM) zeigen die Planktongemeinschaft für die 12 Monate im Jahr. Kieselalgen sind vermehrt von Dezember bis März zu sehen, Cyanobakterien von Mai bis Oktober. Kreisdiagramm: Die Phytoplanktonbiomasse wird hauptsächlich im Sommer gebildet (70%), der geringste Zuwachs an Phytoplankton ist im Winter. Fotos: Teubner, <http://www.lakeriver.at/>.

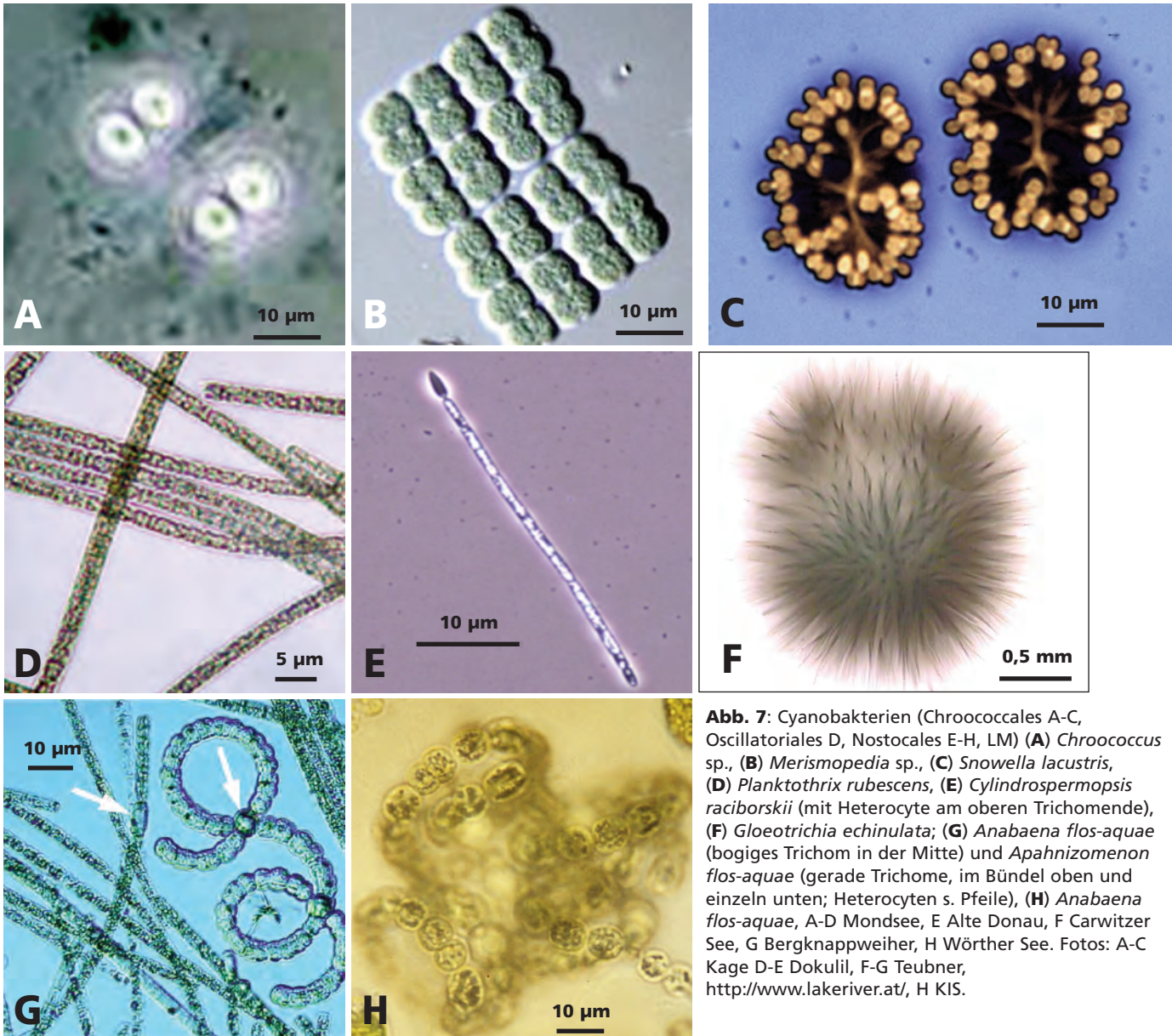


Abb. 7: Cyanobakterien (Chroococcales A-C, Oscillatoriales D, Nostocales E-H, LM) (A) *Chroococcus* sp., (B) *Merismopedia* sp., (C) *Snowella lacustris*, (D) *Planktothrix rubescens*, (E) *Cylindrospermopsis raciborskii* (mit Heterocyte am oberen Trichomende), (F) *Gloeotrichia echinulata*; (G) *Anabaena flos-aquae* (bogiges Trichom in der Mitte) und *Apahnizomenon flos-aquae* (gerade Trichome, im Bündel oben und einzeln unten; Heterocyten s. Pfeile), (H) *Anabaena flos-aquae*, A-D Mondsee, E Alte Donau, F Carwitzer See, G Bergknappweiher, H Wörther See. Fotos: A-C Kage D-E Dokulil, F-G Teubner, <http://www.lakeriver.at/>, H KIS.

ten. Selbst die Ausbildung von Heterocyten innerhalb der fadenförmigen Zellverbände, lässt nicht zwangsläufig den Schluss der Luftstickstoff-Fixierung zu. Aus der Messung der Enzymaktivität zur Luftstickstoff-Fixierung (Nitrogenaseaktivität) lässt sich ableiten, dass der Eintrag von Luftstickstoff durch die Nostocales in einem Gewässer unter Umständen nur kurzfristig und in Abhängigkeit von dem Adaptationszustand sowie dem Licht- und insbesondere Ammoniumangebot geschieht (DUDEL 1989).

Obwohl allein die nostocalen Cyanobakterien über die Luftstickstoff-Fixierung den Stickstoffmangel im Süßwasser kompensieren können, entwickeln sich auch andere Vertreter der Cyanobakterien wie etwa *Microcystis aeruginosa* (Chroococcales) oder *Planktothrix agardhii* (Oscillatoriales) massenhaft bei Stickstoff-Limitation aufgrund einer Vielfalt von Adaptationsstrategien (DOKULIL & TEUBNER 2000).

Ein verbreitetes Cyanobakterium in tiefen, schwach-nährstoffreichen Seen ist *Planktothrix rubescens*, aus der Gruppe der Oscillatoriales (Abb. 4d; Abb. 7d). Aufgrund des hohen Anteils des photosynthetisch aktiven Pigments Phycoerythrin sieht die Alge rot aus und färbt bei Massenentwicklungen das Seewasser bordeauxrot (z. B. GREISBERGER & TEUBNER 2007, Abb. 4c). *P. rubescens* ist eine typische Art der Temperatursprungschicht (Metalimnion) und bildet dort ein sogenanntes Tiefen-Maximum (z. B. DOKULIL & TEUBNER 2012, HINGSAMER et al. 2014). In diesen mittleren Wassertiefenschichten tiefer alpiner Seen ergibt sich eine spektrale Verschiebung zum grünen Licht. *P. rubescens* kann durch seine Pigmentierung gut das bis in diese Tiefe vordringende grüne Licht photosynthetisch nutzen (s. auch unten die Pigmente und Tiefenvorkommen der Cryptophyceen).

Eine unerwünschte Begleiterscheinung von Blaualgenblüten sind „Algen“-Giftstoffe (Cyanobakterien-Toxine), da viele Cyanobakterien potentielle Bildner von hepatotoxischen zyklischen Peptiden (Microcystin, Nodularin), neurotoxischen Alkaloiden (Saxitoxin, Anatoxin) sowie weiteren cyto- und dermatotoxischen (zell- bzw. hautwirksamen) Substanzen sind (CHORUS & BARTRAM 1999). Die Toxinbildung wurde für zahlreiche häufig vorkommende, planktische Cyanobakterien wie *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena flos-aquae* (Abb. 7g,h), *Cylindrospermopsis raciborskii* (Abb. 7e), *Planktothrix agardhii*, *P. rubescens* (Abb. 7d), *Microcystis aeruginosa*, *M. viridis*, sowie für die benthische auftretende *Oscillatoria limosa* nachgewiesen.

Cyanobakterien treten typischer Weise im Sommer massenhaft auf (SCHREURS 1992). So werden beispielsweise in einem nährstoffreichen Moorsee über die drei Sommermonate etwa 70 Prozent der Phytoplankton-Jahresbiomasse aufgebaut, die quasi ausschließlich von den Cyanobakterien gebildet wird (Abb. 6), s. Details in TEUBNER et al. 2006). Problematische Massenentwicklungen von Cyanobakterien wurden im Zuge der Nährstoffbelastung in vielen Gewässern aller Klimazonen der Erde beobachtet. Beispielfhaft können hier detaillierte Untersuchungen zu Blaualgenblüten aus den Seen der gemäßigten Klimazone (Alte Donau: DOKULIL & MAYER 1996, DONABAUM et al. 2004; Großer Müggelsee: TEUBNER et al. 1999, KÖHLER et al. 2005), der subtropischen Klimazone (Taihu: CHEN et al. 2003, LIU et al. 2011; Abb.4a) und der tropischen Klimazone (Victoriasee: KLING et al. 2001, HECKY et al. 2010, HAANDE et al. 2011) angeführt werden. Die verschiedenen Ursachen für die Massenentwicklungen diverser Cyanobakterien zu kennen (DOKULIL & TEUBNER. 2000, TEUBNER. 2006), stellt eine wesentliche Basis für eine nachhaltige Gewässerrestaurierung mit dem Ziel der Verhinderung von Blaualgenblüten und der damit verbundenen Toxinbildung dar.

Grünalgen (Chlorophyta)

Die Grünalgen im weiten Sinne (Chlorophyta s.l.) umfassen eine Vielfalt von Formen von Algen, wobei hier in Abb. 8 hauptsächlich die Chlorophyceen vorgestellt werden. Die eukaryotisch aufgebauten Zellen enthalten häufig das Speicherprodukt Stärke. Die photosynthetischen Pigmente Chlorophyll-a und Chlorophyll-b werden nicht durch andere Assimilationspigmente überdeckt. Diese beiden Eigenschaften zeigen eine enge Verwandtschaft zwischen den Chlorophyta und den höheren Pflanzen an. Die Pigmentkombination von Chlorophyll-a und Chlorophyll-b grenzt die Chlorophyta gegen die sogenannten „Chromophyta“ ab (FOTT 1971, ROWAN 1989), bei denen die Pigmentkom-

bination Chlorophyll-a und Chlorophyll-c charakteristisch ist (z. B. Chrysophyceae, Bacillariophyceae und Dinophyceae, nachfolgend beschrieben).

Die Vertreter der Chlorophyceen umfassen viele verschiedene Organisationsstufen. So sind mittels Geißeln bewegliche vegetative Zellen (Monadoide, z. B. *Chlamydomonas*), monadoide Koloniebildende (z. B. *Volvox*, Abb. 8a), unbewegliche Einzeller bzw. Kolonien (Capsale oder Tetrasporale: z. B. *Coenochloris*, Coccalle: z. B. *Oocystis* Abb. 8d), Fädige (Trichale, z. B. *Spirogyra*, *Oedogonium*, Abb. 4h), Thallöse (d.h. gewebeartige Formen z. B. *Enteromorpha*) und Siphonale, die durch Zellenverschmelzungen eine Zelle vielkernig erscheinen lassen (z. B. *Caulerpa*) vertreten, wobei die hier aufgezählten Gattungsbeispiele bis auf die Gattung *Caulerpa* in den Binnengewässern, also dem Süßwasser, vorkommen. Bei den Grünalgen werden als wichtige Merkmale zur Bestimmung unter anderem der Modus der Zellteilung, die Anzahl der Geißeln (zwei oder 4 gleichlange, die auch dieselbe Funktion haben), die Lage und Form der Chloroplasten, der Mutterzellwandreste, der Vakuolen und der Strukturen zur Speicherung von Stärke (Pyrenoide) gesehen. Sogenannte „beschaltete“ Pyrenoide sind im Lichtmikroskop im Chloroplasten als punktförmige Strukturen sichtbar; die Beschaltung entsteht durch Stärkebildung am Rande des Pyrenoides. Daneben sind auch noch Zellwandstrukturen wie beispielsweise Zellfortsätze (z. B. *Scenedesmus*) zur Unterscheidung von Arten wichtig.

Eine besonders schöne Gestalt zeigen die planktischen Zieralgen (Desmidiaceae), die im weiten Sinne zu den Grünalgen gezählt werden. Als verbreitete Vertreter sind hier *Staurastrum*, *Closterium* und *Cosmarium* (Abb. 8f) zu nennen, die allein schon wegen ihrer Gestalt und Größe bei der Betrachtung von Plankton unter dem Lichtmikroskop auffallen. Die Zellen bauen sich aus Halbzellen auf, wo analog den Kieselalgen immer eine Hälfte der Zellwand der Mutterzelle auf die neugebildete Tochterzelle übertragen wird.

Wie oben allgemein für das Phytoplankton beschrieben, ergibt sich ein ausgedehntes Größenspektrum der Grünalgen in den verschiedenen Binnengewässern von den einzelligen Picoplanktern (z. B. CROSBIE et al. 2003, siehe auch Text oben) bis zu den mehrere cm großen Gebilden von *Enteromorpha* bzw. den Algenmatten im seichten Uferwasser und flachen Becken wie *Oedogonium*, *Spirogyra*, *Cladophora* und *Zygnema* (Abb. 4g,h). Die fädigen Grünalgen werden in flachen Rückhaltebecken von Schwimmteichanlagen zur Phytoremediation (biologische Sanierungstechnik) eingesetzt (TEUBNER et al. 2007), um den Phosphatgehalt im Rückhaltebecken und nachfolgend in den Schwimmteichbecken zu reduzieren. Auf diese Weise wird einem übermäßigen

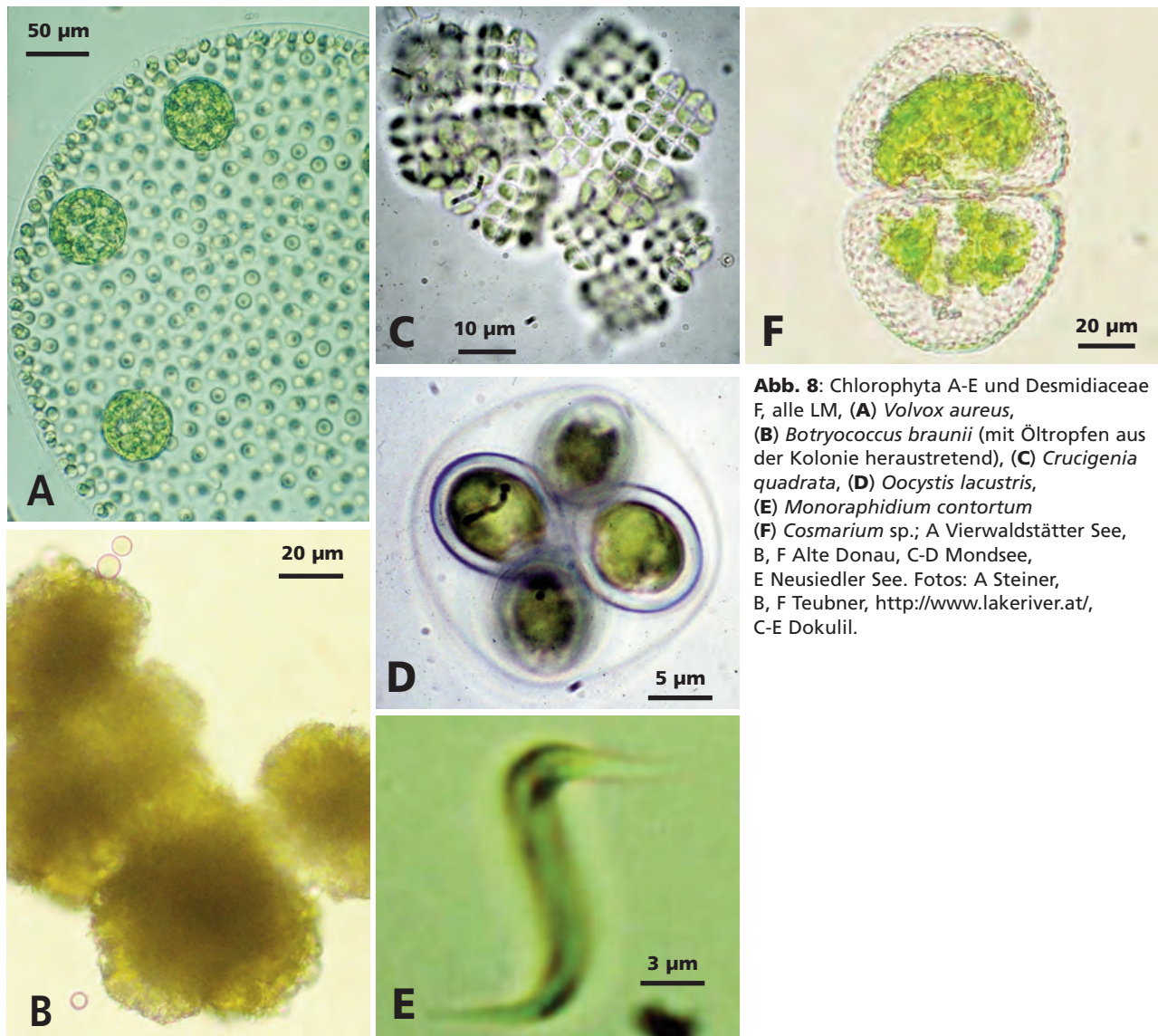


Abb. 8: Chlorophyta A-E und Desmidiaceae F, alle LM, (A) *Volvox aureus*, (B) *Botryococcus braunii* (mit Öltröpfen aus der Kolonie heraustretend), (C) *Crucigenia quadrata*, (D) *Oocystis lacustris*, (E) *Monoraphidium contortum* (F) *Cosmarium* sp.; A Vierwaldstätter See, B, F Alte Donau, C-D Mondsee, E Neusiedler See. Fotos: A Steiner, B, F Teubner, <http://www.lakeriver.at/>, C-E Dokulil.

Wachstum des Phytoplanktons in den Schwimmbecken entgegen gesteuert. Viele Grünalgen haben eine vergleichsweise hohe Affinität Phosphat zu binden. Von daher ist es nicht verwunderlich, dass Grünalgen im Plankton vieler Gewässer vertreten sind. So ist das sommerliche Phytoplankton in vorwiegend flachen nährstoffreichen Seen neben den Cyanobakterien auch sehr häufig von den Grünalgen geprägt (46 % der Flachseen mit Dominanz von Cyanobakterien, bei 40 % von Grünalgen nach SCHREURS 1992). Fädige Grünalgen, wie sie eben genannt wurden, sind aber nicht nur in Algenmatten vorhanden, sondern kommen auch im Plankton vor. *Mougeotia* ist eine fädige Grünalge, die in Planktonproben relativ häufig vorkommt. Als Besonderheit sind hier die plattenförmigen Chloroplasten, die je nach Sonneneinstrahlung von den Zellen zum Licht hin ausgerichtet werden können.

Kieselalgen (Diatomeen, Bacillariophyceae)

Die Kieselalgen sind eukaryotische Algen, deren Name von einer verkieselten Zellwand herrührt. Es sind einzellige Formen (Abb. 9a-c, g-h), die sich auch kettenförmig anordnen können und somit fädig aussehende Zellverbände bilden (Abb. 9d,e). Die Schalenflächen der Kieselalgen können kreisförmig (Centrales; Abb. 9a-c) oder oval bis nadelförmig aussehen (Pennales; Abb. 9e-h), wodurch sich die Einteilung der Kieselalgen in diese zwei Gruppen ergibt. Die Zellwand der Kieselalgen ist neben Membranen auch aus einem Skelett aus Kieselsäure geformt, wodurch sich dieser charakteristisch-starre Zellaufbau ergibt (Abb. 9 b,d). Das Silizium wird in der Form gelöster Kieselsäure (ortho-Silikat) aufgenommen und zu hydratisierten amorphen Siliziumoxid ($\text{SiO}_2 \cdot n\text{H}_2\text{O}$) als Bestandteil der Zellwand polymerisiert (RAVEN 1983, PICKETT-HEAPS et al. 1990). Die Kieselalgen

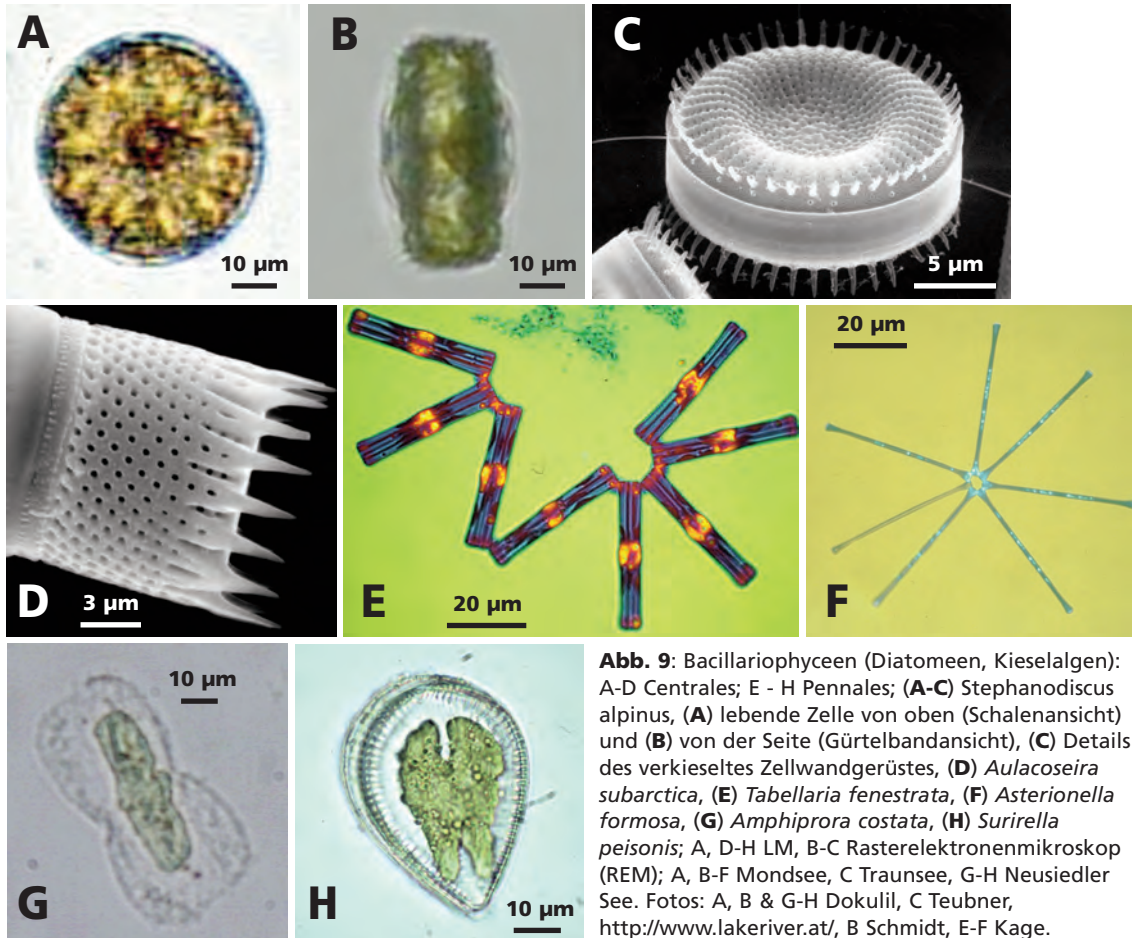


Abb. 9: Bacillariophyceen (Diatomeen, Kieselalgen): A-D Centrales; E - H Pennales; (A-C) *Stephanodiscus alpinus*, (A) lebende Zelle von oben (Schalenansicht) und (B) von der Seite (Gürtelbandansicht), (C) Details des verkieseltes Zellwandgerüsts, (D) *Aulacoseira subarctica*, (E) *Tabellaria fenestrata*, (F) *Asterionella formosa*, (G) *Amphiprora costata*, (H) *Surirella peisonis*; A, D-H LM, B-C Rasterelektronenmikroskop (REM); A, B-F Mondsee, C Traunsee, G-H Neusiedler See. Fotos: A, B & G-H Dokulil, C Teubner, <http://www.lakeriver.at/>, B Schmidt, E-F Kage.

können stark oder leicht verkieselt sein, was neben der Charakteristik einer Art auch durch eine verschiedene Verfügbarkeit dieses Makronährelements im Gewässer bedingt wird. Somit kann der Gewichtsanteil von Silizium in einer Zelle variieren. Der Gewichtsanteil von Silizium bei einer relativ stark verkieselten Alge wie *Aulacoseira italica* subsp. *subarctica* kann etwa 60 % zum Trockengewicht betragen (LUND 1965), was auf die hohe Quantität von Silizium in Relation zu den übrigen zellulär gebundenen Elementen dieser pflanzlichen Zellen verweist. Ein Schlitz, die sogenannte „Raphe“ in der Zellwand, ist funktional mit dem Plasma der Zelle verbunden und ermöglicht vielen benthisch lebenden, pennaten Diatomeen das Gleiten auf einer festen Unterlage wie Steinen oder dem Schilfrohr (ROUND et al. 1990, siehe *Stauroneis* in der Abb. 5). Viele Kieselalgen sind autotroph, d. h. sie ernähren sich typischer Weise wie photosynthetische Organismen. Einige Vertreter ernähren sich wie Bakterien (heterotroph) bzw. wechseln je nach den Umweltbedingungen zwischen diesen beiden Ernährungsformen (mixotroph), was insbesondere für die Lebensweise der Kieselalgen in tiefen Wasserschichten von Bedeutung ist (z. B. LINDHOLM 1992, TEUBNER et al. 2003).

Der verkieselte Teil der Zellwand setzt sich aus zwei Schalenhälften, nämlich aus einer größeren Epitheka und einer kleineren Hypotheka zusammen. Diese beiden Schalenhälften sind schachtelartig zusammengesetzt (Abb. 9b). Die Kieselalgen vermehren sich über Zellteilungen (vegetativ) aber auch geschlechtlich (generativ). Bei der Zellteilung werden innerhalb der Zelle zwei neue Theken gebildet, die mit der Epi- und Hypotheka der Mutterzelle in jeweils eine Tochterzelle eingebaut werden. Damit wird bei der vegetativen Vermehrung immer nur die eine fehlende Theke einer jeweiligen Tochterzelle neu gebildet. Demzufolge setzt sich jede durch eine vegetative Zellteilung entstandene Kieselalgenzelle aus den verkieselten Schalen zweier Generationen zusammen (TEUBNER 1995), was zumindest mit einer zeitlichen und unter Umständen auch räumlich getrennten Zellwandmorphogenese (PICKETT-HEAPS et al. 1990) innerhalb eines Individuums einher geht und fast einzigartig für Algen ist. 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, 1996, 1997, vergleiche mit der über Generationen sukzessiven Zellwandbildung bei den

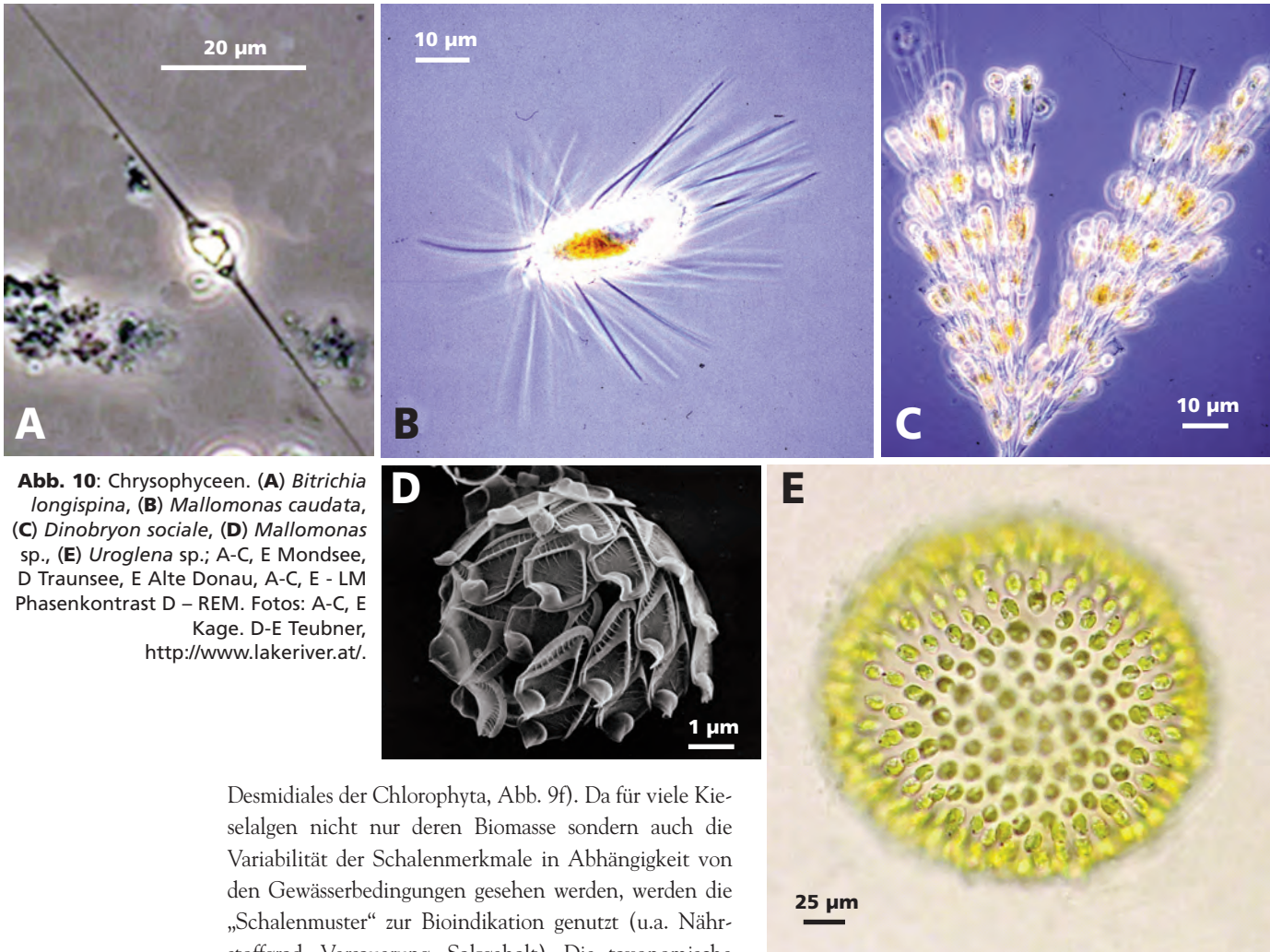


Abb. 10: Chrysophyceen. (A) *Bitrichia longispina*, (B) *Mallomonas caudata*, (C) *Dinobryon sociale*, (D) *Mallomonas* sp., (E) *Uroglena* sp.; A-C, E Mondsee, D Traunsee, E Alte Donau, A-C, E - LM Phasenkontrast D - REM. Fotos: A-C, E Kage. D-E Teubner, <http://www.lakeriver.at/>.

Desmidiates der Chlorophyta, Abb. 9f). Da für viele Kieselalgen nicht nur deren Biomasse sondern auch die Variabilität der Schalenmerkmale in Abhängigkeit von den Gewässerbedingungen gesehen werden, werden die „Schalenmuster“ zur Bioindikation genutzt (u.a. Nährstoffgrad, Versauerung, Salzgehalt). Die taxonomische Beschreibung der Kieselalgen stützt sich auf die Struktur der Schalen (Schalenskelett in Abb. 9b,d), die nach einer geeigneten Präparation ohne Membranen und Plasma gut sichtbar ist. Übrige wichtige Zellmerkmale der Kieselalgen wie z. B. die Lage und Gestalt von Chloroplasten, Pyrenoiden (siehe oben Chlorophyta) und Vakuolen lebender Zellen (Abb. 9a,c,e-h; Abb. 4f) finden seltener Beachtung bei der Bestimmung der Arten (COX 1996).

Von der Kieselalgenzelle bleiben die verkieselten Schalen lange Zeit insbesondere in basischen Sedimenten erhalten und können damit der Beschreibung früherer Gewässersituationen dienen, wenn Sediment-Bohrkerne entnommen und analysiert werden (z. B. SCHMIDT et al 1998). Im Gegensatz zu dem Phosphor und dem Stickstoff wird das organisch fixierte Silizium nur über längere Zeiträume wieder im Wasser gelöst und ist damit als Nährstoff nicht sofort wieder algenverfügbar. Dies ist auch ein wesentlicher Grund, warum bei Mangel an gelöster Kieselsäure kein Wachstum von Kieselalgen möglich ist. Daher ist das Wachstum der Kieselalgen eng mit der jahreszeitlichen Rhythmik der Si-

Verfügbarkeit im Wasser verknüpft. Durch die Jahreszeiten bedingt, tritt in vielen Seen im Frühjahr und Herbst viel gelöstes Si auf. In diesen kalten Perioden im Jahr liegt dann auch meist der Schwerpunkt der Kieselalgenentwicklung (Abb. 6, s. Fäden von *Aulacoseira* von November bis März). Kieselalgen sind damit häufige Vertreter des Frühjahrs- und Herbstplanktons, die bei Massenentwicklungen das Wasser aber auch die Steine am Ufer aufgrund ihrer stark-braunen Pigmentierung bräunlich aussehen lassen (Abb. 4e,f). Die Färbung der Kieselalgen ergibt sich durch die Maskierung der Chlorophylle durch das Carotinoid Fucoxanthin (s. auch Chrysophyceae).

Chrysophyceae (Goldalgen)

Die Chrysophyceen sind einzellige (Abb. 10 a,b,d) oder auch koloniebildende Formen (Abb. 10 c,e), die im Wasserkörper vorkommen, bzw. auch festsitzende Formen an Steinen im Uferbereich bilden können (z. B. *Kephyrion*). Ähnlich den Grünalgen umfassen die Goldalgen unterschiedliche Organisationsstufen: einzellig monadoide, d.h. kugelförmige Organismen mit Geißeln



Abb. 11: Dinoflagellaten. (A) *Ceratium hirundinella*, (B & D) *Peridinium* sp. (C) *Gymnodinium helveticum*, A, C Mondsee, B Neusiedler See, LM; D Traunsee (REM). Fotos: A-C Dokulil, D Teubner, <http://www.lakeriver.at/>.

(Flagellen, z. B. *Ochromonas*), koloniebildende monadoide (z. B. *Dinobryon*, Abb. 10a, *Synura*, *Uroglena*, Abb. 10e), amöboide und capsale (z. B. *Chrysocapsa*) Formen. Bei den begeißelten Goldalgen sind die beiden Geißeln unterschiedlich lang, die beide dem Heranstrudeln von Nahrungspartikeln (z. B. Phagotrophie etwa bei *Dinobryon*, Abb. 10a) bzw. der Fortbewegung dienen. Bei stärkeren Turbulenzen im Wasser werden diese planktischen Algenzellen trotz Eigenbewegung durch die Geißeln im Wasser verdriftet, wogegen bei ruhigerem Wetter, insbesondere in tiefen Seen, die Chrysophyceen sich in bestimmten Wassertiefen aktiv einschichten können (z. B. TEUBNER et al. 2003). Viele Chrysophyceen können als Ruhestadium Zysten bilden, welche nach dem Auskeimen bei günstigen Wachstumsbedingungen im Wasser begeißelte Zellen freisetzen. Die Oberfläche und Form dieser Zysten lassen sich gut bei einer Betrachtung unter dem Rasterelektronenmikroskop unterscheiden. Sie sind art- bzw. gruppenspezifisch verschieden. Die Zysten bleiben in Seesedimenten ähnlich der verkieselten Kieselalgenscalen gut erhalten und sind daher wichtige Indikatoren für frühere Seezustände bei der Untersuchung von Sedimentkernen (KAMENIK & SCHMIDT 2005). Einige Vertreter (z. B. *Synura*, *Mallomonas*) bilden verkieselte Schuppen an der Zelloberfläche. Die Form und Struktur der Schalenschuppen (Abb. 10d) lässt sich gut bei Betrachtung mittels Licht- und Elektronenmikroskop untersuchen und wird als charakteristisches Merkmal der Goldalgenarten bewertet. Allerdings ergibt sich auch hier analog der Zellwandstrukturen der Kieselalgen eine starke Variabilität der Kieselschuppen in Abhängigkeit von Umweltfaktoren (GUTOWSKI 1996) wie der Temperatur, Leitfähigkeit und Nährstoffsituation. Die Pigmentzusammensetzung der Chrysophyceen ähnelt sehr stark denen der Kieselalgen (ROWAN 1989). Daher ist es auch schwierig die Chrysophyceen und Bacillariophyceen bei analytischen Verfahren, die sich nur auf die Pigmentmuster stützen, als einzelne Gruppen zu diagnostizieren (ROWAN 1989, GREISBERGER & TEUBNER 2007). Die goldgelbe Färbung der Goldalgen resultiert aus der Mas-

kierung der Chlorophylle durch das akzessorische goldbraune Fucoxanthin.

Chrysophyceen sind weit verbreitet in nährstoffarmen bis nährstoffreichen Gewässern (SANDGREN 1988). Das starke Wachstum von *Dinobryon* tritt häufig abrupt unmittelbar nach Einsetzen der sommerlichen Schichtung in tiefen Seen auf, ist somit an eine extreme Temperaturzunahme im späten Frühjahr gekoppelt (DOKULIL & SKOLAUT 1991). Die kurzfristigen Massenentwicklungen von *Dinobryon* initiiert durch extreme Witterungsbedingungen bewirken häufig eine bräunliche Färbung und einen unangenehmen, gülle-artigen Geruch des Wassers. Die Ernährungsweise der Chrysophyceen ist wie bei vielen Primärproduzenten typischer Weise autotroph, wobei einzelne Gattungen, wie z. B. *Dinobryon* auch phagotroph sein können, d.h. sich zeitweise von Bakterien ernähren (s. oben Funktion der Geißeln; Abb. 10c) und damit das Bakterioplankton im Gewässer beeinflussen können (PSENNER & SOMMARUGA 1992). Neben der Möglichkeit der Migration aufgrund der Schwimmbewegungen mittels Geißeln, spielt auch die Abweichung von einer obligatorisch autotrophen Ernährungsweise eine wichtige Rolle, dass sich etliche Chrysophyceen-Arten im Tiefenwasser einschichten und dort leben können (z. B. TEUBNER et al. 2003).

Dinoflagellaten (Dinophyceae)

Viele Dinoflagellaten sind große Zellen, die in der Lage sind Stärke zu speichern. Wie bei anderen Chromophyta tritt hier die Pigmentkombination Chlorophyll-a und Chlorophyll-c auf. Ein typisches Begleitpigment ist das photosynthetisch aktive Peridinin. Bei *Peridinium* (Abb. 11b,d) und *Ceratium* (Abb. 11a) bilden zellulosehaltige Platten einen Panzer, der gut im Lichtmikroskop zu erkennen ist. Die Anordnung und Form der Platten dient der Bestimmung dieser Arten. Anderen Dinoflagellaten, wie z. B. *Gymnodinium* (Abb. 11c), fehlen diese Zellwandstrukturen („nackter“ Flagellat).

Die Dinoflagellaten besitzen zwei Geißeln. Eine dieser Geißeln liegt entlang einer Längsfurche und dient

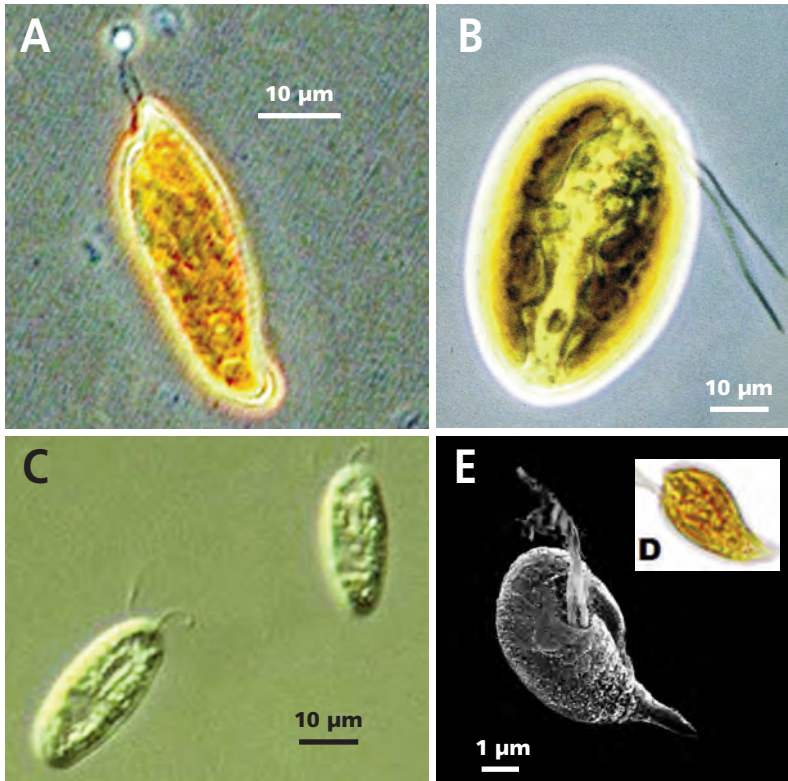


Abb. 12: Chryptophyceen. (A) *Cryptomonas rostratiformis*, (B) *C. ovata*, (C) *Chilomonas* sp. (der Schlund ist bei der Zelle unten im Bild gut zu sehen), (D, E) *Plagioselmis nannoplanctica* (*Rhodomonas lacustris*); alle Mondsee, LM Phasenkontrast, C LM Interferenzkontrast Fotos: Dokulil, E *P. nannoplanctica*, Traunsee, REM. Foto: Teubner, <http://www.lakeriver.at/>.

der Vorwärtsbewegung, die andere Geißel, welche meist in einer Quersfurche an der Zelloberfläche liegt, befähigt die Zellen die Richtung der Fortbewegung zu steuern. Beobachtet man lebende Zellen unter dem Lichtmikroskop, sieht man, wie sich die relativ großen Zellen korzenzieherartig-kreisend rasch durch den Wasserkörper bohren. Analog den anderen begeißelten Algen, ist die Fortbewegungen allerdings nur in „ruhigem“ Wasser, also bei geringfügigen Wasserturbulenzen im See, möglich. Viele Dinoflagellaten sind wiederum befähigt, in tiefen Wasserschichten zu leben (z. B. TEUBNER et al. 2003). Sie sind positiv phototaktisch, d. h. sie orientieren sich bei der Wanderung in der Wassersäule nach der Lichtquelle. Die Migration bei *Peridinium* (Abb. 11b,d) hängt von der Tageszeit ab. So wandern diese Panzerflagellaten vom zeitigen Morgen bis späten Nachmittag aktiv der Wasseroberfläche zu, ziehen sich dagegen in der Nacht in tiefere Wasserschichten zurück (POLLINGER 1988). Starke Turbulenzen des Seewassers, z. B. Sturm, können nicht nur die Vertikalwanderung verhindern (Verdriften der Planktonarten), sondern auch deren massives Absterben bewirken.

Cryptomonaden (Chryptophyceae)

Die Cryptophyceen sind einzellige, seitlich abgeplattete Algen mit zwei unterschiedlich langen Geißeln (Abb. 12), wodurch diesen Algen eine langsam kreisende Fortbewegung im Wasserkörper möglich ist. Die Besonderheiten im Zellbau sind ein Schlund (Abb. 12c) und explosive Organellen (sogenannte Ejektosomen), die der ruckartigen Fortbewegung dienen. An der Zelloberfläche liegen eiweißhaltige Platten. Die Form dieser Platten ist für die Bestimmung der Arten von Bedeutung, welche aber nur mittels Rasterelektronenmikroskopie sichtbar sind. Der Reservestoff ist Stärke, der außerhalb von den Chloroplasten in Pyrenoiden gespeichert wird. Wie alle Chromophyta besitzen auch die Cryptophyceen Chlorophyll-a und Chlorophyll-c. Eine Besonderheit im Pimentmuster stellen wasserlösliche (hydrophile) Biliproteine wie Phycocyanine und Phycoerythrine dar. Damit sind die Cryptophyceen die einzigen im Seenplankton vertretenen eukaryotischen, d.h. „echten“ Algen (s. oben), bei denen akzessorischen Biliproteine gebildet werden. Diese Pigmente treten weiters nur bei den prokaryotischen Cyanobakterien und den eukaryotischen Rhodophyta auf, wobei die zuletzt genannte Algengruppe mit nur wenigen Süßwasserarten selten und nur als Aufwuchs auf Steinen am Ufer anhaftend lebend vorkommt. Mittels dieser Pigmente können diese Algen photosynthetisch sogar das reduzierte Lichtspektrum (grünes Licht) in den tieferen Wasserschichten noch gut nutzen. So können die Cryptophyceen, ähnlich den Cyanobakterien, auch in Wasserschichten unter der euphotischen Zone häufig vorkommen und dort ein Maximum in der Tiefe bilden (LINDHOLM 1992, GERVAIS 1997, TEUBNER et al. 2003). Phagotrophie, d.h. die Ernährung über Bakterienaufnahme, ist ebenfalls für diese Algengruppe bekannt (s. auch Chrysophyceen).

Die Cryptophyceen sind in einem weiten Spektrum von nährstoffarmen bis nährstoffreichen Gewässern vertreten. Sie können manchmal sogar kurzfristig anhaltende Algenblüten bilden (DOKULIL 1988). *Cryptomonas* (Abb. 12a,b) und *Rhodomonas* (Abb. 12d,e) sind dabei typische Vertreter der Planktongemeinschaften.

Eine interessante Gruppe, die fallweise zahlreich im Plankton vorkommt und daher hier erwähnt werden soll, sind die Euglenophyta (z. B. KUSEL-FETZMANN 1979, 2003). Weitere Algengruppen, wie beispielsweise die Xanthophyceae und die Haptophyceae sind ebenfalls in der Phytoplanktongemeinschaft vertreten, nehmen aber meist nur geringe Anteile in den Algengemeinschaften ein.

Alter, Herkunft, Abstammung und Evolution der Algenstämme

Nachweise spezifischer chemischer Verbindungen aus Schichten des Archaikums legen nahe, dass Sauerstoff-produzierende Cyanobakterien bereits vor zumindest 2,7 Milliarden Jahren in marinen Ökosystemen existiert haben, möglicherweise sogar früher. Noch heute besteht der Großteil des marinen Planktons aus Cyanobakterien. Erste fossile Belege mariner Phytoplankton Organismen finden sich in 1,6-1,8 Milliarden Jahren alten Ablagerungen (Abb. 13).

Die Photosynthese, welche unter Aufnahme von Kohlendioxid Wasser spaltet und dadurch Sauerstoff produziert, scheint nur ein einziges Mal während der Evolution entstanden zu sein. Danach hat sie sich aber rasch durch Endosymbiose in eine verwirrende Vielfalt eukaryotischer Linien ausgebreitet. Die frühesten Eukaryonten, die zu Photosynthese befähigt waren, sind wahrscheinlich durch die Inkorporation eines einzelligen Cyanobakteriums in eine bereits eukaryotische Zelle entstanden. In der weiteren Entwicklung bildete sich diese Zelle zu einem Zellbestandteil (Organelle), dem sogenannten Plastiden um. Sehr früh in der weiteren evolutiven Entwicklung kam es durch Differenzierung der Pigment-Zusammensetzung zu einer Aufspaltung in drei Linien. Aus einem primären eukaryoten Symbionten entstanden drei Stämme, der „grüne“ Stamm, der „rote“ Stamm und die Glaucocystophyten. Die sogenannte grüne Linie, zu der neben den Euglenen und den nur marinen Chlorarachniophyta auch die Grünalgen gehören, mündete schließlich in die Entstehung der Landpflanzen. Die zweite, „rote“ Linie beinhaltet die fast ausschließlich marinen Rotalgen, welche zahlreiche Besonderheiten der Pigmentierung der Cyanobakterien bewahrt haben. Aus ihnen entstanden mehrfach durch Inkorporation in verschiedene Wirtszellen so unterschiedliche Gruppen, wie die Cryptophyten, Haptophyten, die auch die marinen Kalkalgen (Coccolithophoriden) beinhalten, die Heterokonten inklusive der Kieselalgen (Diatomeen) sowie die Peridinin-enthaltenden Dinoflagellaten (Abb. 14).

Eine ausführliche Darstellung der Verwandtschaftsverhältnisse, ihrer Entstehung, Verzweigungen, evolutiven Entwicklung während der Erdzeitalter, sowie die derzeit gültige Klassifizierung findet sich u.a. bei FALKOWSKI et al. (2004), ADL et al. (2005), CAVALIER-SMITH (2006) oder MARTIN & QUIGG (2014).

Zusammenfassung

Das Phytoplankton. Wie der Titel „Phytoplankton“ impliziert, beschreiben wir hier die Algenkomponente des Planktons und beziehen uns dabei im wesentlichen auf die Binnengewässer, wie Seen und Flüsse. Zu Beginn



Abb. 13: Fossiles Cyanobakterium *Paleolyngbya* (Oscillatoriaceae), ca. 950 Millionen Jahre alt. Aus Kalkstein in Lakhanda, Ostsibirien. Aus: SCHOPF (2000a, b).

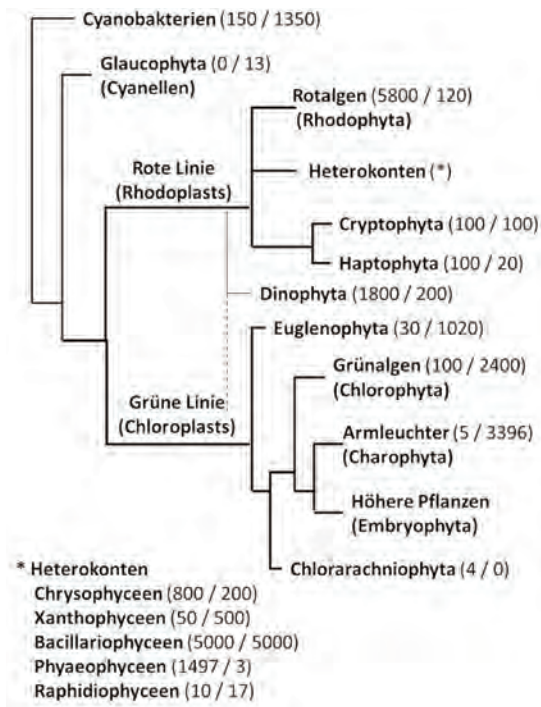


Abb. 14: Vereinfachtes Schema der Verwandtschaftsverhältnisse (Phylogenie) der Algenlinien und -gruppen. Nach BHATTACHARYA & MEDLIN (1998), verändert. Derzeit bekannte marine / Süßwasser – Arten in Klammern nach Angaben von FALKOWSKI et al. (2004).

wird der Begriff Phytoplankton definiert und die Bedeutung dieser photosynthetischen Organismen für die Gewässerökosysteme herausgestellt. Die allgemeinen Grundeigenschaften und Strategien dieser im Wasser lebenden Organismen werden dabei beschrieben. Ein kurzer historischer Abschnitt vermittelt die frühe Entwicklung der Phytoplanktonkunde, die zur heutigen taxonomischen Beschreibung und Darstellung der zentralen Algengruppen des Süßwassers geführt hat. Die hauptsächlich mikroskopische Welt des Phytoplanktons wird für häufig vorkommende Gruppen hinsichtlich der strukturellen Gruppenmerkmale, der Wasserqualität und der menschlichen Nutzung der Wasserressourcen beschrieben. Diese Gruppen sind die Cyanobakterien, Grünalgen, Kieselalgen, Chrysophyceen, Dinoflagellaten und Kryptophyten. Auf ihre morphologische Charakteristik, Biologie und Ökologie wird näher beispiel-

haft eingegangen, wobei Farbfotos typische Vertreter der verschiedenen Phytoplanktongemeinschaften zeigen. Ein weiterer Schwerpunkt liegt in der Beschreibung der großen Formen des Phytoplanktons, die bereits mit dem bloßen Auge zu erkennen sind und bei unerwünschten Massenentwicklungen die Nutzung der Seen und Teiche beeinträchtigen können. Schließlich werden die entwicklungsgeschichtliche Herkunft, die Abstammung und Entwicklung der verschiedenen Algengruppen vereinfacht dargestellt.

Literatur

- ADL S.M., ALASTAIR G.B., SIMPSON B., FARMER M.A., ANDERSEN R.A., ANDERSON O.R., BARTA J.R., BOWSER S.S., BRUGEROLLE G., FENSOME R.A., FREDERICQ S., JAMES T.Y., KARPOV S., KUGRENS P., KRUG J., LANE C.E., LEWIS L.A., LODGE J., LYNN D.H., MANN D.G., MCCOURT R.M., MENDOZA L., MOESTRUP Ø., MOZLEY-STANDRIDGE S.E., NERAD T.A., SHEARER C.A., SMIRNOV A.V., SPIEGEL F.W. & M.F.J.R. TAYLOR (2005): The New Higher Level Classification of Eukaryotes with Emphasis on the Taxonomy of Protists. — *J. Eukaryot. Microbiol.* **52** (5): 399-451.
- APSTEIN C. (1896): Das Süßwasserplankton. Methode und Resultate der quantitativen Untersuchung. — Kiel, Lipsius & Tischer, Kiel und Leipzig: 1-200 + 113 Abb. u. 5 Tab.
- BHATTACHARYA D. & L. MEDLIN (1998): Algal Phylogeny and the origin of Land Plants. — *Plant Physiol.* **116**: 9-15.
- BREHM V. (1930): Einführung in die Limnologie. — Verlag J. Springer, Berlin: 1-261.
- CANTER-LUND H. & J.W.G. LUND (1995): Freshwater Algae. Their microscopic world explored. — Biopress, Bristol: 1-360.
- CAVALIER-SMITH T. (2006): Cell evolution and earth history: stasis and revolution. — *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B.* **361**: 969-1006.
- CHEN Y.W., QIN B.Q., TEUBNER K. & M.T. DOKULIL (2003): Long-term dynamics of phytoplankton assemblages: *Microcystis*-domination in Lake Taihu, a large shallow lake in China. — *J. Plankton Res.* **25**: 445-453.
- CHORUS I. & J. BARTRAM (1999): Toxic cyanobacteria in water: A guide to their public health consequences, monitoring and management. — Spon Press, London and New York: 1-400.
- COX E. J. (1996): Identification of freshwater diatoms from live material. — Chapman & Hall, London: 1-105.
- CROSBIE N.D., TEUBNER K. & T. WEISSE (2003): Flow-cytometric mapping provides novel insights into the seasonal and vertical distributions of freshwater autotrophic picoplankton. — *Aquat. Microb. Ecol.* **33**: 53-66.
- DOKULIL M.T. (1988): Seasonal and spatial distribution of cryptophycean species in the deep, stratifying, alpine lake Mondsee and their role in the food web. — *Hydrobiologia* **161**: 185-201.
- DOKULIL M.T. & J. MAYER (1996): Population dynamics and photosynthetic rates of a *Cylindrospermopsis* - *Limnothrix* association in a highly eutrophic urban lake, Alte Donau, Vienna, Austria. — *Algol. Stud.* **83**: 179-195.
- DOKULIL M.T. & C. SKOLAUT (1991): Aspects of phytoplankton seasonal succession in Mondsee, Austria, with particular reference to the ecology of *Dinobryon* EHRENB. — *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **24**: 968-973.
- DOKULIL M.T. & K. TEUBNER (2000): Cyanobacterial dominance in lakes. — *Hydrobiologia* **438**: 1-12.
- DOKULIL M. & K. TEUBNER (2012): Deep living *Planktothrix rubescens* modulated by environmental constraints and climate forcing. — *Hydrobiologia* **698**: 29-46.
- DOKULIL M., A. HAMM & J.G. KOHL (Hrsg.) (2001): Ökologie und Schutz von Seen. — Facultas UTB, Wien: 1-500.
- DONABAUM K., PALL K., TEUBNER K. & M.T. DOKULIL (2004): Alternative stable states, resilience and hysteresis during recovery from eutrophication – A case study. — *SIL NEWS* **43**: 1-4.
- DUDEL E.G. (1989): Über die Bedeutung der Luftstickstoffbindung durch Blaualgen (Cyanobacteria) für den Stickstoffhaushalt eutropher Gewässer. — Dissertation B, Humboldt-Universität zu Berlin: 1-254.
- ETTL H. (1980): Grundriss der allgemeinen Algologie. — G. Fischer Verlag, Stuttgart: 1-549.
- FALKOWSKI P.G., KATZ M.E., KNOLL A.H., QUIGG A., RAVEN J.A., SCHOFIELD O. & F.J.R. TAYLOR (2004): The evolution of modern eukaryotic phytoplankton. — *Science* **305**: 354-360.
- FOTT B. (1971): Algenkunde. — G. Fischer Verlag, Stuttgart: 1-581.
- GERVAIS F. (1997): *Cryptomonas undulata* spec.nov. a freshwater cryptophyte living near the chemocline. — *Nova Hedwigia* **65**: 353-364.
- GREISBERGER S. & K. TEUBNER (2007): Does pigment composition reflect phytoplankton community structure in differing temperature and light conditions in a deep alpine lake? An approach using HPLC and delayed fluorescence (DF) techniques. — *J. Phycol.* **43**: 1108-1119.
- GUTOWSKI A. (1996): Temperature dependent variability of scales and bristles of *Mallomonas tonsurata* TEILING emend. KRIEGER (Synurophyceae). — *Beih. Nova Hedwigia* **114**: 125-146.
- HAANDE S., ROHRLACK T., SEMYALO R.P., BRETTUM P., EDVARDSEN B., LYCHE-SOLHEIM A., SØRENSEN K. & P. LARSSON (2011): Phytoplankton dynamics and cyanobacterial dominance in Murchison Bay of Lake Victoria (Uganda) in relation to environmental conditions. — *Limnologia* **41**: 20-29.
- HAECKEL E. (1999): Kunstformen der Natur. — Verlag Bibliogr. Inst., Leipzig und Wien: 1-400 (100 Tafeln).
- HECKY R.E., MUGIDDE R., RAMLAL P.S., TALBOT M.R. & G.W. KLING (2010): Multiple stressors cause rapid ecosystem change in Lake Victoria. — *Freshw. Biol.* **55** (Suppl. 1): 19-42.
- HINGSAMER P., PEETERS F. & H. HOFMANN (2014): The Consequences of Internal Waves for Phytoplankton Focusing on the Distribution and Production of *Planktothrix rubescens*. — *PloS one* **9** (8): e104359.
- HENSEN V. (1892-1912): Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung — 5 Bde. (52 Lieferungen), Lipsius & Tischer, Kiel und Leipzig.
- HRABCEK J. (1964): Contribution to the ecology of water-blooms forming blue-green algae *Aphanizomenon flos-aquae* and *Microcystis aeruginosa*. — *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **15**: 837-846.
- HUTCHINSON G.E. (1961): The paradox of the plankton, — *Amer. Natural.* **95** (882): 137-145.
- IMHOF O.E. (1887): Studien über die Fauna hochalpiner Seen insbesondere des Kantons Graubünden. — *Jb. Naturf. Ges. Graubünden* **30**: 45-165.

- KAMENIK C. & R. SCHMIDT (2005): Chrysophyte resting stages: a tool for reconstructing winter/spring climate from Alpine lake sediments. — *Boreas* **34** (4): 477-489.
- KLING H.J., MUGIDDE R., & R.E. HECKY (2001): Recent changes in the phytoplankton community of Lake Victoria in response to eutrophication. — In: MUNAWAR M. & R.E. HECKY (eds), *Great Lakes of the World: Food Webs, Health and Integrity*, Backhuys, Leiden: 47-66.
- KÖHLER J., HILT S., ADRIAN R., NICKLISCH A., KOZERSKI P. & N. WALZ (2005): Long-term response of a shallow, moderately flushed lake to reduced external phosphorus and nitrogen loading. — *Freshw. Biol.* **50**: 1639-1650.
- KUSEL-FETZMANN E. (1979): The algal vegetation of Neusiedlersee. — In: LÖFFLER H. (ed.), *Neusiedlersee: The limnology of a shallow lake in central Europe*. Springer Verlag, Dordrecht: 171-202.
- KUSEL-FETZMANN E. (2003): Die Euglenophytenflora des Neusiedler Sees (Burgenland, Österreich). — *Abh. Zoo-Bot. Ges. Wien* **23**: 1-115 + 23 plates
- LAMPERT W. & U. SOMMER (1999). *Limnöökologie*. 2. Aufl. — G. Thieme Verlag, Stuttgart: 1-480.
- LINDHOLM T. (1992): Ecological role of depth maxima of phytoplankton. — *Arch. Hydrobiol., Beih. Ergebn. Limnol.* **35**: 33-45.
- LIU X., LU X. & Y. CHEN (2011): The effects of temperature and nutrient ratios on *Microcystis* blooms in Lake Taihu, China: An 11-year investigation. — *Harmful Algae* **10**: 337-343.
- LOHMANN H. (1908): Untersuchungen zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. — *Wiss. Meeresunters. Neue Folge, Abt. Kiel* **10**: 129-370.
- LOHMANN H. (1911): Über das Nannoplankton und die Zentrifugierung kleinster Wasserproben zur Gewinnung desselben in lebendem Zustand. — *Intern. Rev. ges. Hydrobiol. Hydrogr.* **4**: 1-38.
- LUND J.W.G. (1965): The ecology of freshwater phytoplankton. — *Biol. Rev.* **40**: 231-293.
- MARTIN R. & A. QUIGG (2014): Plankton – Motor der Evolution. — *Spektrum der Wissenschaft*, Januar 2014: 68-73. www.spektrum.de
- PICKETT-HEAPS J., SCHMID A.-M. & L.A. EDGAR (1990): The cell biology of diatom valve formation. — *Prog. Phycol. Res.* **7**: 1-168.
- POLLINGER U. (1988): Freshwater armored dinoflagellates: Growth, reproduction strategies, and population dynamics. — In: SANDGREN C.D. (ed.), *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton*, Cambridge Univ. Press, Cambridge: 134-174.
- PSENNER R. & R. SOMMARUGA (1992): Are rapid changes in bacterial biomass caused by shifts from top-down to bottom-up control? — *Limnol. Oceanogr.* **37**(5): 1092-1100.
- RAVEN J.A. (1983): The transport and function of silica in plants. — *Biol. Rev.* **58**: 179-207.
- REYNOLDS C.S. (2006): Ecology of phytoplankton. — Cambridge Univ. Press, Cambridge: 1-535.
- ROUND F.E., CRAWFORD R.M. & D.G. MANN (1992): The diatoms. Biology and morphology of the genera. — Cambridge Univ. Press, Cambridge: 1-747.
- ROWAN K. S. (1989): Photosynthetic pigments of algae. — Cambridge Univ. Press, Cambridge: 1-334.
- RUTTNER F. (1940): *Grundriss der Limnologie. Hydrobiologie des Süßwassers*. — W. de Gruyter Verlag, Berlin: 1-167.
- SANDGREN C.D. (1988): The ecology of chrysophyte flagellates: their growth and penetration strategies as freshwater phytoplankton. — In: SANDGREN C.D. (ed.), *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton*, Cambridge Univ. Press, Cambridge: 9-104.
- SCHMIDT R., WUNSAM S., BROSCHE U., FOTT J., LAMI A., LÖFFLER H., MARCETTO A., MÜLLER H.W., PRAŽÁKOVÁ M. & B. SCHWAIGHOFER (1998): Late and post-glacial history of meromictic Längsee (Austria), in respect to climate change and anthropogenic impact. — *Aquat. Sci.* **60** (1): 56-88.
- SCHOPF J.W. (2000a): Cradle of Life: The Discovery of Earth's Earliest Fossils. — Princeton University Press, Princeton: 1-336.
- SCHOPF J.W. (2000b): Solution to Darwin's Dilemma: Precambrian Record of Life. — *Proc. Nat. Acad. Sci.* **97** (13): 6947-6953.
- SCHREURS H. (1992): Cyanobacterial dominance - relations to eutrophication and lake morphology. — *Doc. Diss., Amsterdam Univ. Amsterdam*: 1-198.
- SOMMER U. (1994): *Planktologie*. — Springer-Verlag, Berlin: 1-274.
- TEUBNER K. (1995): A light microscopical investigation and multivariate statistical analyses of heterovalvar cells of *Cyclotella*-species (Bacillariophyceae) from lakes of the Berlin-Brandenburg region. — *Diatom Res.* **10** (1): 191-105.
- TEUBNER K. (1996): Struktur und Dynamik des Phytoplanktons in Beziehung zur Hydrochemie und Hydrophysik der Gewässer: Eine multivariate statistische Analyse an ausgewählten Gewässern der Region Berlin-Brandenburg. — Ph. D thesis, Dept. Ecophysiology, Humboldt Univ. Berlin: 1-232.
- TEUBNER K. (1997): Merkmalsvariabilität bei planktischen Diatomeen in Berlin-Brandenburger Gewässern. — *Nova Hedwigia* **65** (1-4): 233-50.
- TEUBNER K. (2001): Algengemeinschaften in Seen. — In: DOKULIL M., HAMM A. & J.G. KOHL (Hrsg.), *Ökologie und Schutz von Seen*. Facultas UTB, Wien: 89-121.
- TEUBNER K. (2006): Ergebnisse des Forschungsvorhabens „Bedingungen für das Auftreten toxinbildender Cyanobakterien (Blaualgen) in bayerischen Seen und anderen stehenden Gewässern“. — In: MORSCHIED H. (Hrsg.), *Toxinbildende Cyanobakterien (Blaualgen) in bayerischen Gewässern: Massenentwicklungen, Gefährdungspotential, wasserwirtschaftlicher Bezug*. Bayerisches Landesamt für Wasserwirtschaft Materialienband Nr. **125**: 49-74, München. ISBN: 13: 978-3-940009-08-1
- TEUBNER K., AUSSERBRUNNER J. & G. WATSCHINGER (2007): Verringerung des Phosphorgehaltes und die Aufrechterhaltung des hygienischen Standards eines Schwimmteichsystems im Öko-Camp bei Eggerding (Österreich). — *Projektbericht*: 1-53.
- TEUBNER K., FEYERABEND R., HENNING M., NICKLISCH A., WOITKE P. & J.-G. KOHL (1999): Alternative blooming of *Aphanizomenon flos-aquae* or *Planktothrix agardhii* induced by the timing of the critical nitrogen:phosphorus ratio in hypertrophic riverine lakes. — *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* **54**: 325-344.
- TEUBNER K., TOLOTTI M., GREISBERGER S., MORSCHIED H., DOKULIL M.T. & H. MORSCHIED. (2003): Steady state phytoplankton in a deep pre-alpine lake: Species and pigments of epilimnetic versus metalimnetic assemblages. — *Hydrobiologia* **502**: 49-64.

- VAN DEN HOEK C., MANN D G. & H.M. JAHNS (1993): Algen. Einführung in die Phykologie. — Georg Thieme Verlag, Stuttgart; 1-481.
- WESENBURG-LUND C. (1900): Von dem Abhängigkeitsverhältnis zwischen Bau der Planktonorganismen und dem spezifischen Gewicht des Süßwassers. — Biol. Zentralbl. **20**: 606-619.
- ZACHARIAS O. (1891): Die Tier- und Pflanzenwelt des Süßwassers. — 2 Bde. J.J. Weber, Leipzig: 1-392.
- ZACHARIAS O. (1907): Das Plankton. — Verlag Teubner, Leipzig: 1-213 + 28 Abb. & 1. Karte.

Anschrift der Verfasser:

Univ.-Prof. Dr. Martin DOKULIL
Univ.-Doz. Dr. Katrin TEUBNER
Department für Limnologie und Bio-Ozeanographie
Universität Wien
Althanstrasse 14
A-1090 Wien, Austria
E-Mail: martin.dokulil@univie.ac.at;
katrin.teubner@univie.ac.at