

Teubner, K. 1997. Merkmalsvariabilität bei planktischen Diatomeen in Berlin-Brandenburger Gewässern. *Nova Hedwigia* 65 (1-4): 233-250.

*This copy is for private use only and allows to search for words in the document. It is aimed as a preview of the published article and might contain all the content of the print version as you are free to check by a download from the publisher. For reference use the citation above.*



## Merkmalsvariabilität bei planktischen Diatomeen in Berlin-Brandenburger Gewässern

von

**Katrin Teubner**

Humboldt-Universität zu Berlin, Institut für Biologie, Fachgruppe Ökologie  
Unter den Linden 6, D-10099 Berlin, Germany

und

Institut für Limnologie/Abt. Mondsee, Österreichische Akademie der Wissenschaften  
Gaisberg 116, A-5310 Mondsee, Austria\*

Mit 5 Tafeln, 1 Diagramm und 2 Tabellen

*Dedicated to Prof. Ursula Geissler on the occasion of her 65th birthday*

Teubner, K. (1997): Merkmalsvariabilität bei planktischen Diatomeen in Berlin-Brandenburger Gewässern. - *Nova Hedwigia* 65: 233-250.

**Abstract:** Stable, diacritical features are necessary for the description of morphospecies. However, many planktonic species of different waters show a wide range of phenetical plasticity and are therefore difficult to identify. In the case of diatom frustules, character variation can be discussed on two levels - within and between individuals. A character variation between individuals is exemplified by the number of shortened striae on the entire valve face of *Cyclotella radiosa*, which continuously increases with the circumference of the valve. Within individuals discontinuous morphological changes may also occur, since frustules are units of cell wall structures successively developed over generations (e.g. heterovalvar cells of the taxon of the *Cyclotella kuetzingiana/ocellata/comensis*-group). Frustules of *C. radiosa* as well as frustules of *C. kuetzingiana/ocellata/comensis* have different lengths of ribs on the epi- and on the hypotheca. This phenomenon of different lengths of the ribs within a single frustule is discussed with respect to cell wall silification. The character variability of diatoms related to changes in cell wall structures of other algal groups is discussed (Chlorococcales and Desmidiiales). The occurrence of the planktic diatom species is indicated for 11 investigated waters in the Berlin-Brandenburg area of Germany during the observation period from 1990 to 1993.

**Zusammenfassung:** Im Rahmen einer differenzierten Betrachtung von Merkmalsvariationen bei Diatomeen ist eine Diskussion der Merkmalsvariabilität in zweifacher Hinsicht sinnvoll, sowohl zwischen als auch innerhalb von Individuen. Unterschiede zwischen Individuen lassen sich am Beispiel der Anzahl der verkürzten Striae je Valvenfläche bei *Cyclotella radiosa* verdeutlichen. Die Zahl der verkürzten Striae steigt kontinuierlich mit dem Valvendurchmesser. Innerhalb von Individuen können auch sprunghafte Veränderungen der Zellwandstrukturen aufgezeichnet sein, da die Diatomeenfrusteln in sich - über Generationen - zeitlich versetzt gebildete Zellwandstrukturen vereinen (Beispiel: heterovalvare Zellen des

\*Address for correspondence

Taxons aus dem *Cyclotella kuetzingiana/ocellata/comensis*-Formenkreis). Das Phänomen der verschiedenen Länge der Randstreifen auf der Epi- und der Hypotheka einer Frustel wurde sowohl bei *C. radiosa* als auch bei *C. kuetzingiana/ocellata/comensis* mehrfach beobachtet und wird unter dem Aspekt der Zellwandmorphogenese diskutiert. Die Merkmalsvariabilität der Diatomeen wird mit ähnlichen Erscheinungen bei den Chlorococcales und Desmidiaceales anhand der Literatur verglichen. Ein Überblick über das Vorkommen planktischer Diatomeen in 11 Gewässern von Berlin-Brandenburg wird für die Untersuchungsjahre 1990 bis 1993 gegeben.

**Key words:** phytoplankton composition, Bacillariophyceae, character variation, phenetical plasticity, *Cyclotella radiosa*, *Cyclotella kuetzingiana/ocellata/comensis*-group.

## Einleitung

Struktur und Dynamik des Phytoplanktons werden häufig auf der Ebene von Arten bzw. höherer Taxa untersucht (u. a. Reynolds 1993, Sommer 1994). Das Artkonzept wird für die einzelnen Algenklassen ähnlich diskutiert (Cyanophyceae: Anagnostidis & Komárek 1985; Bacillariophyceae: Geissler 1970 a, Ettl 1993; Chlorophyceae: Komárek 1987). Die Kriterien der biologischen Artdefinition lassen sich bei vielen einzelligen Algen, im Gegensatz zu höheren Pflanzen, nur schwer anwenden. Für die praktische, systematische Arbeit ist die Definition von Morphospezies, nach der sich Arten (Genotypen) aufgrund diakritischer, qualitativer und/oder quantitativer Merkmale voneinander abgrenzen lassen, stärker relevant. In die moderne Algen-systematik fließen neben den morphologischen Merkmalen verstärkt ökologische, physiologische und biochemische Charakteristika ein (u. a. Round et al. 1990, Cox 1993, Schmid 1994). Bei der Klassifizierung der Algentaxa finden zunehmend Methoden der numerischen Taxonomie Anwendung (z. B. Sneath & Sokal 1973).

Ein Dilemma hinsichtlich eines klaren Artkonzepts in der Algentaxonomie sieht beispielsweise Lange-Bertalot (1990) darin, daß zwischen den verschiedenen Kategorien der Artdefinitionen nicht konsequent differenziert wird und somit einerseits reale Arten im Sinne der Populationsbiologie (Biospezies), andererseits aber taxonomische oder typologische Arten (Morphospezies) beschrieben werden.

Der Beschreibung von Morphospezies liegt die Suche nach stabilen, artdiagnostischen Merkmalen zugrunde. Dem steht die Variabilität vieler Merkmale gegenüber. Der Polymorphismus bei Algen ist Ausdruck einer möglichen, weiten Spanne der phänotypischen Plastizität. Eine Übersicht zu polymorphen Strukturen verschiedener Taxa wird z. B. von Trainor et al. (1971) gezeigt. Verschiedene Ursachen der Merkmalsvariabilität bei den Diatomeen werden u. a. von Geissler & Jahn (1986) diskutiert.

Im Mittelpunkt der vorliegenden Studie steht die Variabilität der Merkmale bei zentralen Diatomeen, die anhand einiger planktischer Vertreter aus den Berliner und Brandenburger Seen aufgezeigt und kritisch diskutiert wird. Ein Überblick zur Diatomeenflora dieser für den Raum Berlin-Brandenburg typischen Gewässer wird gegeben.

## Material und Methoden

Untersucht wurde das Phytoplankton von 11 Gewässern in Berlin-Brandenburg monatlich bzw. 14-tägig über einen Zeitraum von bis zu vier Jahren (1990-1993: Großer Müggelsee, Müggelsee-Zufluß, Flakensee, Flakensee-Zufluß Woltersdorfer Schleuse; 1992/93: Flakensee-Zufluß Lößnitz; 1990-1992: Langer See, Kiessee, Parsteiner See, Rosinsee; 1990/91: Krumme Lake, Großer Plagesee). Eine Übersicht der wesentlichen limnologischen Kennwerte der 11 untersuchten Gewässer ist in Tabelle I gegeben.

Tabelle I: Morphometrische\*, physikalisch-chemische und biologische Parameter zu den 8 untersuchten Seen\*\*. (Mittlere Werte der Epilimnionproben über den gesamten Untersuchungszeitraum, Abk. der Seenamen s. Tab. II.)

Seen (Abk.)	LANS	MUES	FLAS	KIES	PARS	ROSS	KRUL	GPLA
maximale Gewässertiefe [m]	7	7,5	8,5	4,5	27	9	4,8	5
Gewässerfläche [ha]	153	770	73	20	1100	20	15	78
Sichttiefe [m]	0,9	1,6	2,1	1,4	4,4	3	0,8	1,8
Leitfähigkeit [mS m <sup>-1</sup> ] 20°C	59	65	87	88	47	53	18	23
Gesamt-Stickstoff [µmol l <sup>-1</sup> ]	107	89	46	62	56	84	105	84
Gesamt-Phosphor [µmol l <sup>-1</sup> ]	7,05	6,29	5,29	1,5	0,54	0,78	2,36	0,7
Gelöstes reaktives Silizium [µmol l <sup>-1</sup> ]	122	102	76	29	6,7	11	3,4	3,6
Gesamt-Phytoplankton-Biovolumen [mm <sup>3</sup> l <sup>-1</sup> ]	13,47	11,26	3,25	1,88	0,53	1,13	9,18	0,98

\* Angaben von Anwand (1973); \*\*ohne Zuflüsse

Das Material stammt aus quantitativen Epilimnionproben. Zur Determination der Kieselalgenarten wurden die mit Lugol'scher Lösung fixierten Planktonproben einem schonenden Präparationsverfahren unterzogen (Teubner 1995). Damit bleiben auch hyalin verkieselte Strukturen, wie Schalen von *Nitzschia acicularis* (Tafel III: Abb. 12) und von kleinen einzelligen zentrischen Diatomeen oder auch Schuppen von *Synura*- und *Mallomonas*-Arten erhalten. Ein besonderer Vorteil dieser Methode ist, daß die beiden Theken einer Frustel nicht auseinanderfallen. Somit kann die Variabilität der verkieselten Schalenstruktur innerhalb einer jeden Zelle untersucht werden.

Zur Determination der Kieselalgenarten im Lichtmikroskop (LM) wurde das Material in Naphrax eingebettet. Im LM nicht mehr auflösbare artdiagnostische Merkmale sowie Aspekte der Zellwandmorphogenese wurden im Rasterelektronenmikroskop (REM) untersucht. Die Bestimmung der Diatomeenarten wurde hauptsächlich auf Krammer & Lange-Bertalot (1986, 1988, 1991) und Klee & Steinberg (1987) gestützt. Die Terminologie zu verkieselten Zellwandstrukturen wurde Ross et al. (1979) entnommen.

Zur Untersuchung der Anzahl der verkürzten Striae je Valvenfläche bei *Cyclotella radiosa* wurden Theken aus den 11 Gewässern für einen jeweiligen Zeitraum von einem Jahr ausgewertet. Die Ergebnisse sind in einem Box-Whisker-Plot (Heiler & Michels 1994) dargestellt.

## Ergebnisse

Anhand der fotografischen Abbildungen der Tafeln I-V werden ausgewählte Diatomeentaxa der 11 untersuchten Gewässer dargestellt. Die Präsentation der Diatomeenarten aus verschiedenen Habitaten zeigt dabei einen Ausschnitt möglicher Variationen der Schalengrößen, -strukturen und -formen der jeweiligen Diatomeenart. Mit den Abbildungspaaren a und b werden jeweils die beiden Theken einer

Frustel gezeigt. Dagegen wird mit Abbildungspaaren 1 und 2 auf verschiedene Fokussierebenen einer Theke verwiesen.

Ein Ausschnitt der Variationen der schalenmorphologischen Strukturen wird folgend anhand ausgewählter *Cyclotella*-Arten beschrieben.

Die Tendenz zur Vereinfachung der Schalenstruktur mit abnehmendem Valvendurchmesser läßt sich am Beispiel von *Cyclotella radios*a veranschaulichen. Bei dieser Art wird die gleichmäßige Anordnung der Rippen am Schalenrand häufig durch verkürzte Striae unterbrochen. Die Anzahl der verkürzten Striae je Valvenfläche variiert jedoch (Tafel III: Abb. 1-8, Tafel IV: 7). So sind beispielsweise auf der Valvenfläche der Theke in Abb. 1 (Tafel III) vier, auf jener in Abb. 7 (Tafel III) aber nur zwei verkürzte Striae vorhanden. In der Box-Whisker-Darstellung der Abb. 1 wird die Häufigkeitsverteilung dieser Anzahl der verkürzten Striae in Abhängigkeit zum Valvendurchmesser dargestellt. Diese Grafik basiert auf einem umfangreichen Datensatz von 4145 Theken aus den 11 Gewässern. So wird deutlich, daß sich das Vorkommen von 4-5 verkürzten Striae je Theke auf die großen Schalen beschränkt. Im Einklang dazu zeigt sich bei kleinen Zellen sehr häufig ein Fehlen bzw. das Vorhandensein von nur wenigen verkürzten Striae.

Aus der Literatur (siehe folgend) ist eine diffizile taxonomische Abgrenzung zwischen den Formenkreisen um *Cyclotella radios*a und *Cyclotella bodanica* bekannt. Im Zusammenhang mit Diagramm 1 ist es daher wichtig zu erwähnen, daß bei den

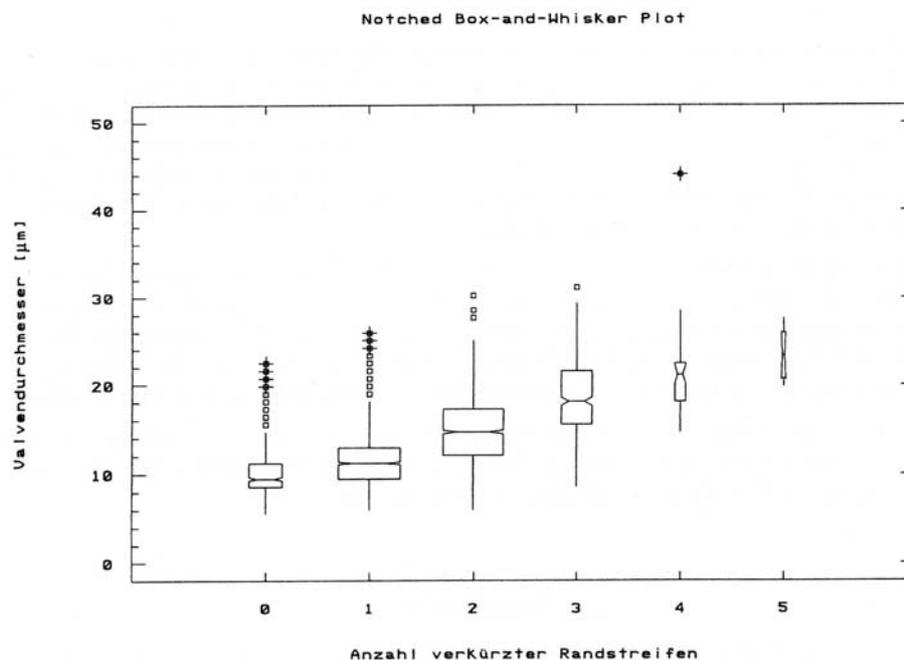


Diagramm 1. Häufigkeitsverteilung der Anzahl der verkürzten Randstreifen je Theke in Abhängigkeit zum Valvendurchmesser am Beispiel von *Cyclotella radios*a. [Gekerbte Box-Whisker-Darstellung. Die Linie innerhalb einer jeweiligen „Box“ zeigt den Medianwert der Valvendurchmesser einer Gruppe Theken mit gleicher Anzahl verkürzter Striae an, die Quadrate bzw. „+“ kennzeichnen Ausreißer bzw. extreme Ausreißer. Datenbasis sind 4145 Theken aus den 11 Gewässern.]

Auswertungen der Dauerpräparate der 11 Gewässer sämtliche Schalen dieser Formenkreise allein der Art *C. radiosa* zugeordnet wurden. Ausnahmslos war am Schalenrand bei jeder 3.-4.(5.) Rippe eine Schattenlinie (diese je nach Fokussierung hellen bzw. dunklen Linien sind verstärkte Rippen, die jeweils einen Stützenfortsatz tragen; Tafel III: Abb. 1-8, Tafel V: Abb. 4, 5) im LM sichtbar (Håkansson & Carter 1990). Für Arten aus dem *C. radiosa*-Komplex soll dieser relativ weite Abstand der Schattenlinien diakritisch gegenüber den Arten des *C. bodanica*-Komplexes sein. Aufgrund des Vorhandenseins zentraler Stützenfortsätze (Tafel IV: Abb. 7, 8) konnten die Schalen der untersuchten Gewässer innerhalb des *C. radiosa*-Komplexes gegenüber *C. glabriuscula* (Grunow) Håkansson (Håkansson 1988) abgegrenzt werden.

Mit der Darstellung von Frusteln werden Unterschiede zur Anordnung und Ausprägung der verkieselten Schalenstruktur zwischen Epi- und Hypotheka einer Zelle sichtbar. Bei Frusteln von *C. atomus* (Tafel II: Abb. 14, 15) ist eine zueinander versetzte Anordnung der beiden, je Theke einzeln in der Schalenmitte liegenden Stützenfortsätze zu sehen. Bei *Cyclotella pseudostelligera* zeigen sich Varianten in der Merkmalsausprägung innerhalb einer Frustel. Theken mit sternförmigem und strukturlosem Mittelfeld liegen meist kombiniert in einer Zelle vor (Tafel II: Abb. 10, 11).

Für das Taxon aus dem *Cyclotella kuetzingiana/ocellata/comensis*-Formenkreis sind isovalvare Frusteln im Wechsel mit heterovalvaren Frusteln nacheinander in Pfeilrichtung dargestellt (Tafel IV: Abb. 1-6). Die 6 Thekenpaare sind dabei so angeordnet, daß eine größtmögliche phänotypische Unähnlichkeit zwischen den zwei zusammengehörigen Theken einer Zelle einerseits und ein gleitender Übergang zwischen ähnlichen Theken verschiedener Zellen andererseits veranschaulicht werden kann. In diesem Sinne aneinandergereihte Thekenpaare der untersuchten *Cyclotella*-Zellen illustrieren somit eine gedankliche Verknüpfung morphologischer unähnlicher Schalenmuster. Die Variationen und Co-Variationen der verschiedenen Merkmale innerhalb dieses polymorphen Formenkreises konnten auf der Basis von über 100 Frusteln aus dem hier untersuchten Gewässerspektrum anhand multivariater statistischer Methoden detailliert beschrieben werden (Teubner 1995).

Sowohl für *C. radiosa* als auch für *C. kuetzingiana/ocellata/comensis* zeigt sich mehrfach, daß innerhalb einer Zelle eine Theke mit kurzen, zum Schalenrand zurückgedrängten Streifen einer Theke gegenüber liegt, bei der lange Streifen, weit in das Schalenzentrum hineinreichend, zu sehen sind (Tafel V: Abb. 5, 6). Es wird vermutet, daß hier die beiden Theken einer Frustel unterschiedliche Stadien der Zellwandmorphogenese repräsentieren (Schmid, persönl. Mitteilung). Bei den Theken mit weit in die Schalenmitte hineinreichenden Streifen wird im REM das Fehlen einer horizontalen Ausdifferenzierung der Schalenstruktur deutlich (Pickett-Heaps et al. 1990). Zwischen den Rippen sind noch keine Areolenreihen gebildet (Tafel V: Abb. 2). Bei vollständig verkieselten Theken (Tafel V: Abb. 1) sind die reihenförmig angeordneten Areolen (Striae) zwischen den Rippen (Interstriae) sichtbar.

Bei fertig verkieselten, „typischen“ Theken von *C. radiosa* sind nur in der Randzone die Striae bzw. Interstriae sichtbar. Da über die kurze Distanz eines schmalen Schalenrandes nur wenige verkürzte Striae eingeschoben liegen, zeigt sich eine nahezu

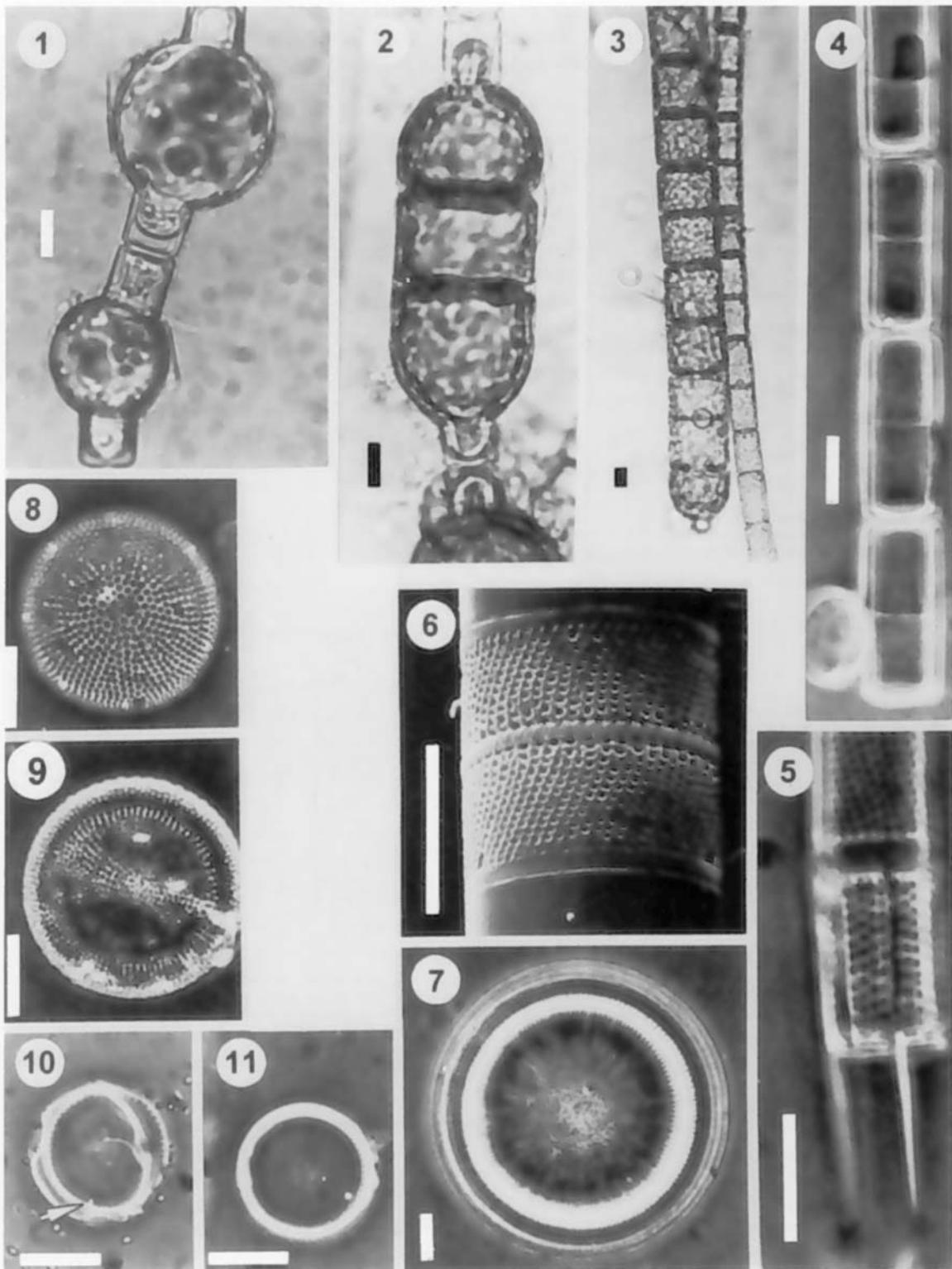
gleichmäßig parallele Anordnung der Interstriae (Tafel V: Abb. 5a). Dagegen weisen Theken mit weit in das Schalenzentrum hineinreichenden Streifen - Theken, die möglicherweise ein Stadium unvollständiger Verkieselung repräsentieren – unregelmäßige Gabelung der Rippen auf (Tafel V: Abb. 5b).

Bei vereinzelt Theken von sowohl *C. kuetzingiana/ocellata/comensis* als auch *C. radiosa* sind im LM dunkle Schalenränder (Tafel V: Abb. 3, 4) auffällig. Diese Schalenränder weisen auf eine unvollständige Morphogenese der Kammern (Alveolen) hin (Schmid, persönl. Mitteilung; vergleiche auch Tafel V: Abb. 2) und verdeutlichen wiederum die Relevanz der Zellwandmorphogenese bei der Determination der Diatomeenarten aus Freilandproben.

Das Vorkommen der oben diskutierten Arten sowie anderer im Plankton aufgefundener Diatomeen der 11 untersuchten Gewässer ist in Tab. II für den gesamten Beobachtungszeitraum aufgelistet. Ausgewählte Parameter der Tabelle I verweisen auf die verschiedenen hydrochemisch-physikalischen und morphometrischen Bedingungen in den untersuchten Gewässern.

Die Artenliste zeigt deutlich, daß ein ähnlich breites Artenspektrum in allen 11 untersuchten Gewässern vorhanden ist. Für Arten wie *Actinocyclus normanii* (Tafel I: Abb. 8), *Cyclostephanos dubius* (Tafel II: Abb. 3, 4), *Cyclotella kuetzingiana/ocellata/comensis*, *C. radiosa*, *Stephanodiscus hantzschii* (Tafel II: Abb. 7-9), *S. minutulus/parvus* (Tafel II: Abb. 6), *S. neoastreae* (Tafel II: Abb. 1, 2) und *Fragilaria ulna* konnte jeweils ein Vorkommen über das gesamte untersuchte Gewässerspektrum nachgewiesen werden. Somit sind eine Reihe von Diatomeenarten, die in den nährstoffreichen (hypertrophen), flachen, stark durchflossenen Gewässern (Langer See, Großer Müggelsee und Flakensee einschließlich der jeweiligen Zuflüsse) stärkere Massenentwicklungen aufweisen (z. B. *Stephanodiscus hantzschii*) auch in den nährstoffärmeren Gewässern, dem Kiessee (eutroph) und den beiden tiefen Seen (mesotroph, Parsteiner See und Rosinsee) sowie den beiden flachen Moorseen (dystroph, Nährstoffsituation: mesotroph bis eutroph, aber Kopplung an extrem niedrige Siliziumkonzentrationen) vertreten. Umgekehrt finden sich Arten (z. B. *Cyclotella kuetzingiana/ocellata/comensis*), die ihren Schwerpunkt der Biomasseentwicklung in den mesotrophen und dystrophen Seen haben, auch vereinzelt in den hypertrophen Gewässern. Ein eher gewässerspezifisches Vorkommen wurde dagegen für andere Arten festgestellt. So konnte z. B. *Thalassiosira weissflogii* (Tafel I: Abb. 10, 11) allein an den mineralreichen Gewässerstandorten (siehe Leitfähigkeit in Tab. I), in dem

Tafel I: Abb. 1-7: *Melosira* sensu lato. Abb. 1-4. *Melosira varians*. Beispiel der innerartlichen starken Streuung der Trichombreiten innerhalb einer Planktonprobe infolge abrupter Vergrößerung der Valvendurchmesser mit der sexuellen Fortpflanzung. Abb. 1. Kugelförmige Auxosporen. Abb. 2. Nach Teilung der kugelförmigen Initialzelle werden hemisphärische und folgend zylinderförmige vegetative Zellen gebildet. Abb. 3. Breites Trichom (links) mit vegetativen Zellen, die sich unmittelbar aus der Teilung der Initialzellen ergeben haben. Abb. 4. Mantelfläche ohne grobe Areolierung. Abb. 5. *Aulacoseira granulata*. Abb. 6. *A. ambigua*, die für diese Art charakteristische bifide Form der Verbindungsdornen ist nur im REM erkennbar. Abb. 7. *Ellerbeckia arenaria*. Abb. 8-11. Solitäre zentrische Diatomeen. Abb. 8.



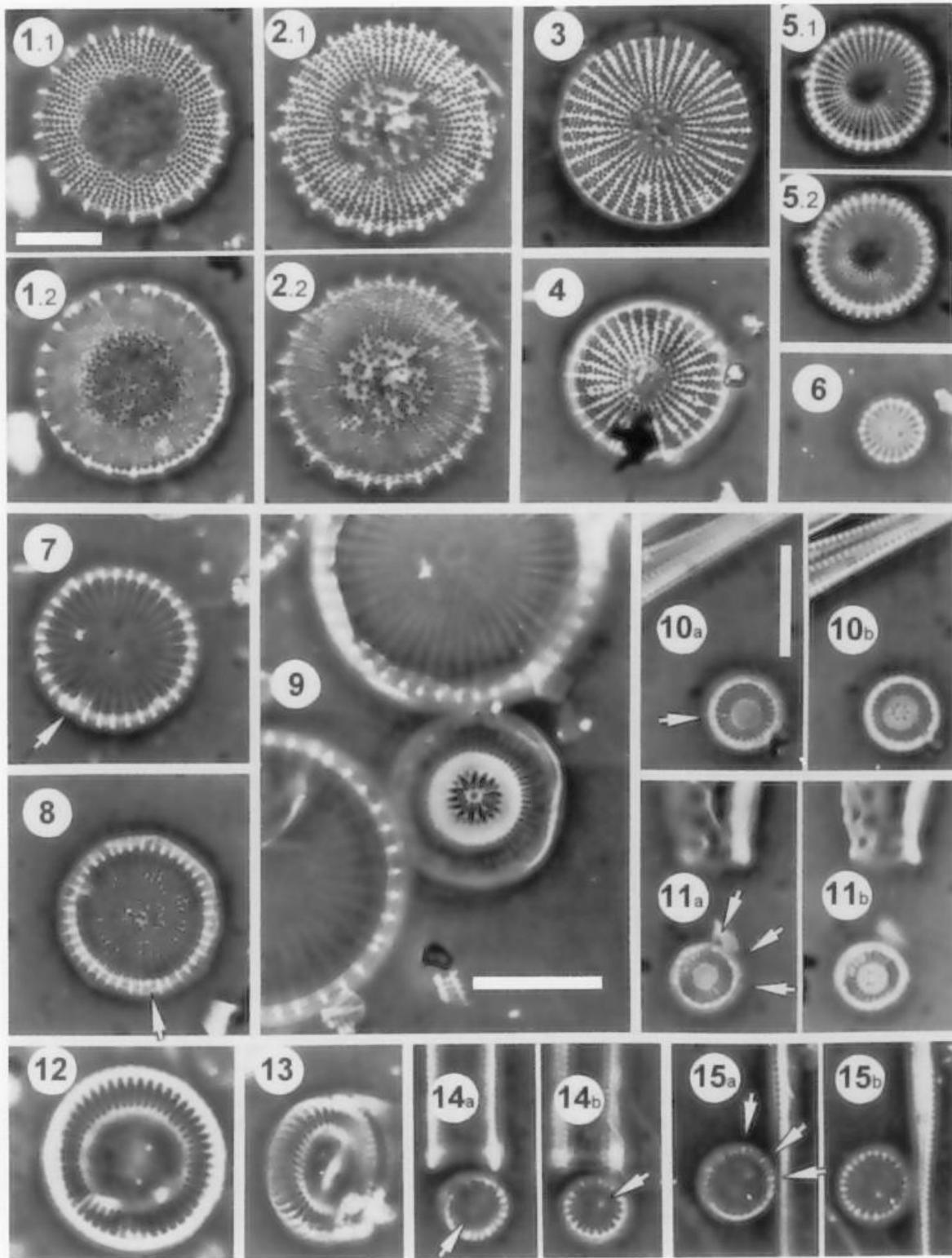
*Actinocyclus normanii*. Abb. 9. *Thalassiosira lacustris*. Abb. 10, 11. *Thalassiosira weissflogii*. Abb. 10. Fokus auf Lippenfortsatz am Schalenrand (Pfeil). Abb. 11. Fokus auf zentrale Stützenfortsätze (helle Punkte in Schalenmitte). Abb. 1-5. Großer Müggelsee, Abb. 6. Krumme Lake, Abb. 7. Langer See, Abb. 8. Großer Plagesee, Abb. 9. Kiessee, Abb. 10, 11. Flakensee. Abb. 2. von R. Klee. Abb. 1-5, 7-11. LM. Abb. 1-3. Lebendprobe. Abb. 4, 5, 7-11. Phasenkontrast. Abb. 6. REM. Alle Maßstäbe = 10 µm.

Tabelle II. Vorkommen der Diatomeentaxa in den 11 Gewässern für den gesamten Untersuchungszeitraum (Planktonproben). Gewässerabk.: Langer See (LANS), Großer Müggelsee (MUES), Müggelsee-Zufluss (MUEZ), Flakensee (FLAS), Flakensee-Zufluß Wolterdorfer Schleuse (FLZW), Flakensee-Zufluß Löcknitz (FLZL), Kiessee (KIES), Parsteiner See (PARS), Rosinsee (ROSS), Krumme Lake (KRUL), Großer Plagesee (GPLA).

	LANS	MUES	MUEZ	FLAS	FLZW	FLZL	KIES	PARS	ROSS	KRUL	GPLA
<b>Bacillariophyceae</b>											
<b>Centrales</b>											
<i>Actinocyclus normanii</i> (Gregory ex Greville) Hustedt	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Aulacoseira ambigua</i> (Grunow) Simonsen		x	x	x						x	
<i>Aulacoseira granulata</i> (Ehrenberg) Simonsen	x	x	x	x	x		x				x
<i>Aulacoseira italica</i> (Ehrenberg) Simonsen		x	x	x		x				x	
<i>Aulacoseira</i> spp.								x	x		
<i>Cyclostephanos dubius</i> (Fricke) Round	x	x	x	x	x	x	x			x	x
<i>Cyclostephanos livistylatus</i> (Hohn et Hellerman) Theriot, Stoermer et Håkansson	x	x	x	x	x	x	x	x	x		
<i>Cyclotella atomus</i> Hustedt	x	x	x	x	x	x					
<i>Cyclotella comensis</i> Grunow *								(x)	(x)		(x)
<i>Cyclotella kuetzingiana</i> var. <i>radiosa</i> Fricke und <i>C. k.</i> var. <i>planetophora</i> Fricke *	(x)										
<i>Cyclotella monoghliniana</i> Kützing	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Cyclotella ocellata</i> Pantocsek *	(x)										
<i>Cyclotella pseudostelligera</i> Hustedt	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x
<i>Cyclotella radiosa</i> (Grunow) Lemmermann	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Cyclotella schumannii</i> (Grunow) Håkansson					x		x		x	x	x
<i>Cyclotella stelligera</i> Cleve et Grunow	x	x	x	x					x		
<i>Ellerbeckia arenaria</i> (Moore) Crawford	x	x	x								x
<i>Melosira varians</i> Agardh		x	x	x	x	x					
<i>Stephanodiscus alpinus</i> Hustedt	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Stephanodiscus hantzschii</i> Grunow	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Stephanodiscus medius</i> Håkansson								x	x		
<i>St. minutulus</i> (Kützing) Cleve et Möller und <i>St. parvus</i> Stoermer et Håkansson	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Stephanodiscus neoastraea</i> Håkansson et Hickel	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Thalassiosira lacustris</i> (Grunow) Hasle							x				
<i>Thalassiosira weissflogii</i> (Grunow) Fryxell et Hasle				x	x	x					
<b>Pennales</b>											
<i>Asterionella formosa</i> Hassall	x	x	x	x	x	x	x	x	x		
<i>Diatoma tenuis</i> Agardh	x	x	x	x	x	x	x				
<i>Fragilaria reicholtii</i> (Voigt) Lange-Bertalot				x	x	x	x				x
<i>Fragilaria berlinensis</i> (Lemmermann) Lange-Bertalot	x	x	x	x	x	x					
<i>Fragilaria construens</i> (Ehrenberg) Grunow				x	x	x		x			
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitton	x	x	x	x	x	x	x	x	x		
<i>Fragilaria ulna</i> var. <i>acus</i> (Kützing) Lange-Bertalot	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Fragilaria ulna</i> var. <i>ulna</i> (Nitzsch) Lange-Bertalot		x		x	x	x	x	x			
<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kützing) Rabenhorst				x	x		x				
<i>Navicula</i> spp.				x	x	x		x			
<i>Nitzschia acicularis</i> W. Smith	x	x	x	x	x	x	x				
<i>Nitzschia fonticola</i> Grunow		x									
<i>Nitzschia sigmoidea</i> (Ehrenberg) W. Smith				x	x	x					
<i>Nitzschia</i> spp.				x	x	x		x			
<i>Pinnularia</i> spp.					x						
<i>Pleurosigma</i> spec.				x				x			
<i>Tabellaria flocculosa</i> (Roth) Kützing					x		x	x		x	x

\* - Theken mit "*Cyclotella comensis*", "*C. kuetzingiana* var. *radiosa*", "*C. kuetzingiana* var. *planetophora*"- und "*C. ocellata*"-Muster (siehe Tafel IV; Abb. 1-6) treten überlappend innerhalb und zwischen Frusteln des *C. kuetzingiana/ocellata/comensis*-Formenkreises auf und werden daher einer Art zugeordnet, deren verkieselte Schalenstruktur eine weite phänotypische Plastizität aufweisen kann (ausführlich s. Teubner 1995).

Tafel II: Abb. 1-9. *Stephanodiscus*-Arten. Abb. 1, 2. *Stephanodiscus neoastraea*. Fokussierung auf den marginalen (.1) und zentralen Bereich (.2) der konzentrisch gewellten Schalenflächen. Schalen mit unregelmäßiger Anordnung der Randdornen und variabler Anordnung der Areolen im Zentralfeld. Abb. 3-5. Stark konzentrisch gewellte *Stephanodiscus*-Arten mit regelmäßiger Anordnung der Randdornen. Abb. 3, 4. *Stephanodiscus medius*. Im marginalen Bereich 2-3 (-4) Areolenreihen (Faszikel) zwischen den Interfaszikeln (s. Håkansson 1986). Abb. 5. *Stephanodiscus alpinus*. Verschiedene Fokussierung. Abb. 5.1. Im marginalen Bereich 2 Areolenreihen je Faszikel. Abb. 6. *Stephanodiscus minutulus/parvus* mit zentralem Stützenfortsatz. Abb. 7-9. *Stephanodiscus hantzschii*. Unterschiedlich stark verkieselte, grob und fein strukturierte Schalen. Abb. 7, 9 Schalenzentrum mit Anulus. Abb. 7, 8. Der marginale Lippenfortsatz (s. Pfeile) unterbricht die regelmäßige Anordnung der Randdornen (s. Håkansson & Bailey-Watts 1993). Abb. 9-16. *Cyclotella*-Arten. Abb. 9. *Cyclotella stelligera* (Bildmitte) mit ausgeprägten sternförmigen Mittelfeld und unverzweigten Randstreifen (Interstriae). Abb. 10-11. *Cyclotella pseudostelligera*-Frusteln. Theken einer Zelle mit sternförmigem (a) und strukturlosem Zentralfeld (b). Theken (a) mit unregelmäßig verzweigten Striae (s. Pfeil in Abb. 10) und hellen Punkten am Schalenrand (röhrenförmige Öffnungen



der marginalen Stützenfortsätze, Pfeile in Abb. 11). Abb. 12, 13. *Cyclotella meneghiniana*. Abb. 13. Zentralfeld deutlich tangential gewellt. Abb. 14, 15. *Cyclotella atomus*-Frusteln. Theke (a) und (b) mit zueinander versetzt angeordneten, zentralen Stützenfortsätzen. Abb. 1, 7, 14. Flakensee, Abb. 2. Großer Müggelsee, Abb. 3, 4. Rosinsee, Abb. 5, 6, 13. Flakensee-Zufluß Wolt. Schleuse, Abb. 7. Krumme Lake, Abb. 8, 9, 15. Müggelsee-Zufluß, Abb. 10, 11, 12. Parsteiner See. Abb. 1-15. LM, Phasenkontrast. Alle Maßstäbe = 10 µm, in Abb. 1.1 für Abb. 1-5, 7, 8, 12, 13, in Abb. 10 a für Abb. 10, 11, 14, 15.

Flakensee und seinen beiden Zuflüssen, beobachtet werden (Tab. II). Auch die Verbreitung von *Tabellaria flocculosa* schränkt sich im hier untersuchten Gewässerspektrum auf wenige Gewässer ein. So kommt diese Art hauptsächlich in den meso- bis eutrophen Gewässern vor, wobei in den Planktonproben der tiefen Seen die Pelagialformen („Freiwasserform“ im Parsteiner See; Tafel III: Abb. 14) und in denen der flachen dystrophen Seen die eingedrifteten benthischen Zellformen („Aufwuchsform“ im Großen Plagesee; Tafel III: Abb. 15) dieser Art vertreten sind (Krammer & Lange-Bertalot 1991).

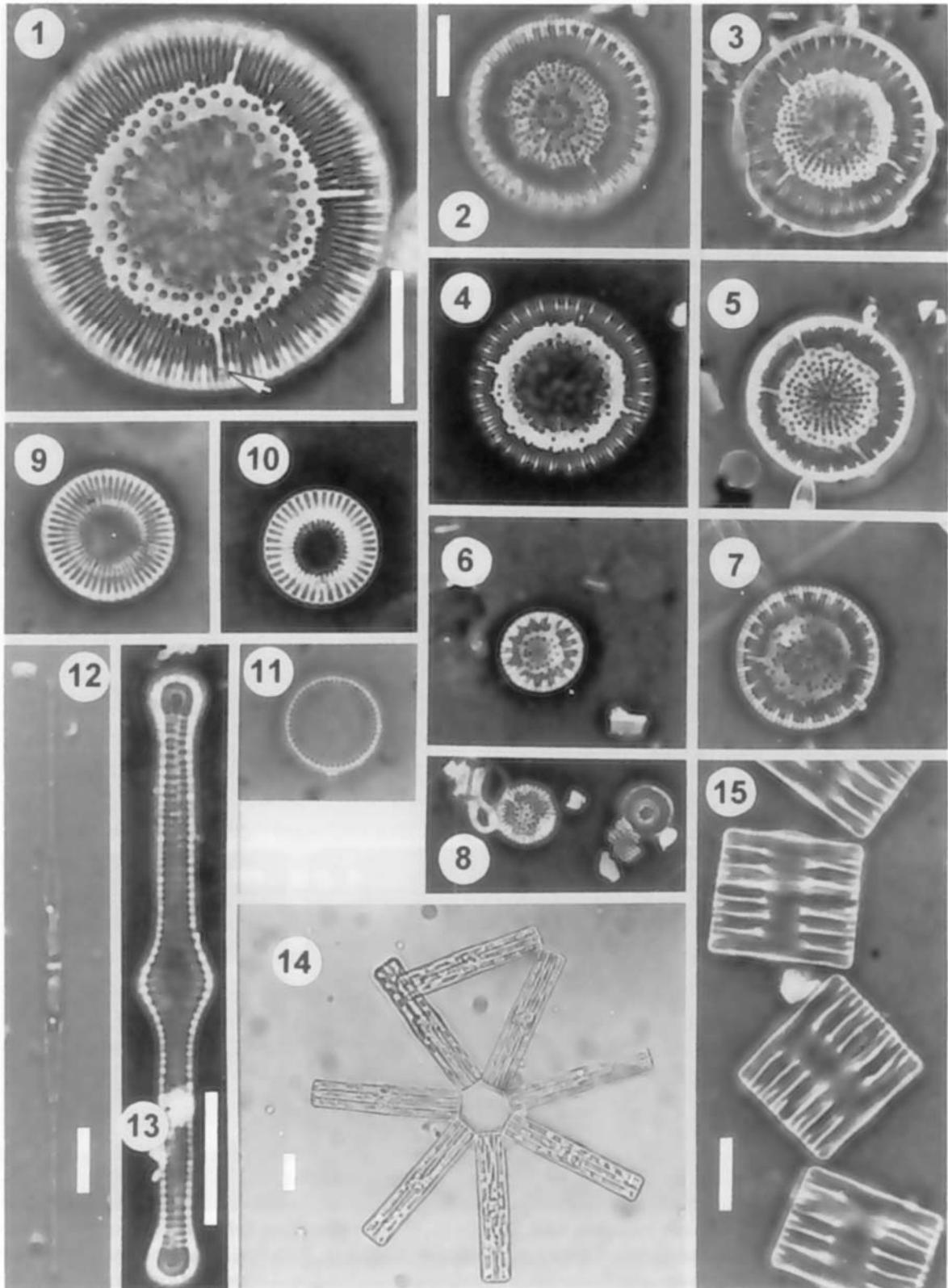
## Diskussion

Bei der qualitativen Phytoplanktonanalyse steht die Bewertung morphologischer Merkmale im Vordergrund. Aufgrund paralleler taxonomischer Fragestellungen bei den Diatomeen und bei den Grünalgen bietet es sich an, die Merkmalsvariabilität einzelner Diatomeenarten übergreifend zu ausgewählten Grünalgenarten zu erörtern. Die Komplexität der oben beschriebenen Merkmalsausprägungen am Beispiel von *Cyclotella*-Arten erfordert eine Diskussion über die Variabilität von Strukturen auf zwei Ebenen - zwischen und innerhalb von Individuen.

Eine Merkmalsvariabilität zwischen einzelnen Individuen kann eng an den Modus der Zellteilung gekoppelt sein. So liegt die Vermutung nahe, daß bei *Cyclotella radiosa* die unterschiedliche Zahl der verkürzten Striae weniger artspezifisch (*C. radiosa*/*C. bodanica* s. Hustedt in Huber-Pestalozzi 1942), sondern eher allgemein in Abhängigkeit vom Valvendurchmesser variiert. Merkmale, die deutlich mit dem Valvendurchmesser korrelieren, sind deshalb als quantitatives Merkmal zur Abgrenzung von Arten weniger bedeutsam (z. B. Geissler 1970 a, 1982, 1986; Theriot & Stoermer 1984; Teubner 1995). Eine Untersuchung der Merkmalsvariabilität in Abhängigkeit von der Zellgröße ist gerade bei den Diatomeen sinnvoll, da durch die Größenreduktion infolge vegetativer Zellteilungen einerseits und die Bildung maximaler Zellgrößen durch den Schritt der generativen Fortpflanzung andererseits (Tafel I: Abb. 1-3) eine weite Zellgrößenspanne in einer Population auftreten kann. In Planktonproben liegt allgemein ein breiteres Zellgrößenspektrum einer jeweiligen Diatomeenart vor (z. B. Round 1982, Jewson 1992, Pérez-Martínez et al. 1992).

Merkmalsänderungen, die in enger Abhängigkeit zur Zellgröße stehen, stellen im allgemeinen ein Kontinuum dar. Inwieweit sind aber auch sprunghafte Veränderungen

Tafel III: Abb. 1-11. Solitäre zentrische Diatomeen. Abb. 1-8. *Cyclotella radiosa* aus verschiedenen Habitaten. Am Schalenrand jeder 3.-4.(5.) Rippe liegt eine Schattenlinie. Anzahl verkürzter Randstreifen (Striae) je Schalenfläche variiert. Am Ende der verkürzten Striae sind meist die Öffnungen der Lippenfortsätze erkennbar (s. Pfeil in Abb. 1). Abb. 8. *C. radiosa* (links) nur wenig größer als *C. pseudostelligera*. Abb. 9, 10. *Cyclostephanos dubius* mit feiner bzw. grober Areolierung. Abb. 11. *Cyclostephanos invisitatus*. Anulus in Schalenmitte. Abb. 12-15. Pennales. Abb. 12. *Nitzschia acicularis*. Abb. 13-15. *Tabellaria flocculosa*. Abb. 13. Schalenansicht zeigt stärkere Erweiterung der Axialarea in der Schalenmitte sowie Dörnchen am Schalenrand (s. oberer Bildteil). Abb. 14, 15. Gürtelbandansichten. Abb. 14. Sternförmige Kolonie aus einem tiefen, mesotrophen See. Abb. 15. Zickzack-kettenförmige Kolonie aus einem

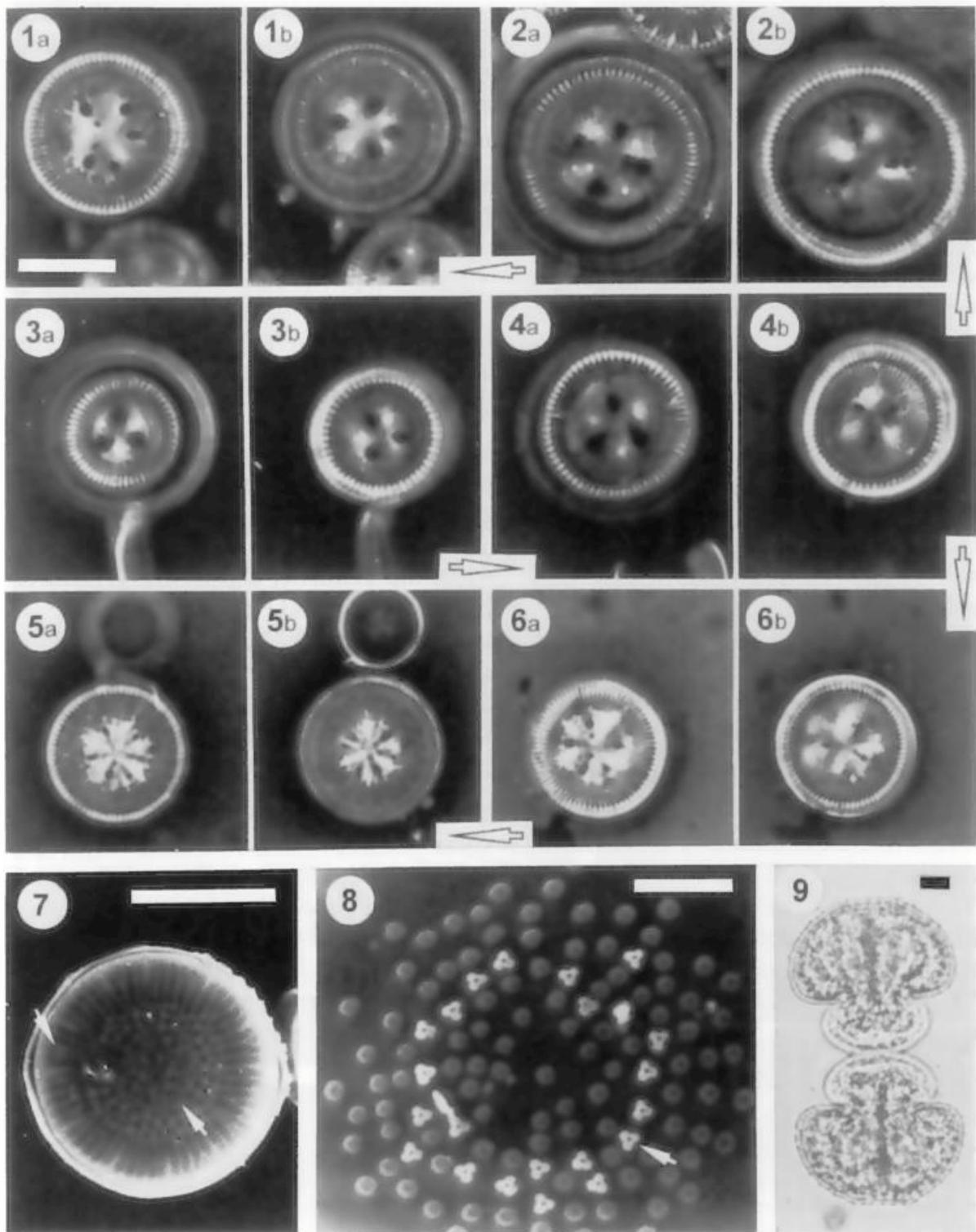


flachen, dystrophen See. Abb. 1, 3, 9. Müggelsee-Zufluß. Abb. 2, 7, 12. Großer Müggelsee. Abb. 4. Rosinsee. Abb. 5. Flakensee. Abb. 6. Kiessee. Abb. 7. Krumme Lake. Abb. 10. Parsteiner See. Abb. 11. Flakensee-Zufluß. Abb. 13, 14. Parsteiner See. Abb. 15. Großer Plagesee. Abb. 1-15. LM. Abb. 1-11, 13, 15. Phasenkontrast. Abb. 12, 14. Lebendprobe. Alle Maßstäbe = (VG) 10 µm, in Abb. 2 für Abb. 2-11.

bei Diatomeen denkbar? In der Literatur zur Systematik der Chlorococcales (Chlorophyceae), speziell bei *Scenedesmus*-Arten, sind beispielsweise sprunghafte Merkmalsänderungen der Zellwandstrukturen beschrieben worden. Analog zu der Systematik der Diatomeen werden auch bei *Scenedesmus* häufig Zellwandstrukturen als taxonomisch signifikante Differentialmerkmale, z. B. das Vorhandensein von Stacheln, Rippen und Wärcchen, gewertet. Mit Kulturversuchen an Klonen wurde jedoch die Stabilität dieser Merkmalsausprägungen in den letzten Jahren für mehrere *Scenedesmus*-Arten widerlegt oder zumindest in Frage gestellt (Trainor & Egan 1991). So konnten etwa Hegewald (1989) und Hegewald & Schnepf (1991) an Kulturen zeigen, daß bei aufeinanderfolgenden Generationen im selben Klon je nach Nährstoffbedingungen entweder Stacheln oder Rippen gebildet werden können. In natürlichen Populationen (Freilandmaterial) läßt sich dieser Gestaltwechsel bei *Scenedesmus* jedoch schwer nachvollziehen, weil nach der Autosporelation die frei gewordenen Tochterzellen keinen räumlichen Konnex zu den Mutterzellwänden haben. Analog lassen sich mit der Analyse getrennt liegender (einzelner) Diatomeen-Theken zwar recht einfach Cluster verschiedener phänotypischer Schalenmuster erkennen, aber die Information über eine mögliche sprunghafte Merkmalsvariation zwischen zwei aufeinanderfolgenden Zellteilungen kann nicht einfließen.

Eine andere Qualität der Betrachtungsweise ergibt sich mit der Beschreibung der Merkmalsvariabilität innerhalb der einzelnen Individuen. Gleichmaßen interessante Ansatzpunkte zur Untersuchung der innerartlichen Variabilität bieten dabei die Diatomeen und die Desmidiaceae (Conjugatophyceae), deren Zellen durch die Existenz von Halbzellen bzw. halben Zellwänden gekennzeichnet sind. Den Arten dieser beiden Algengruppen ist gemeinsam, daß bei der vegetativen Zellteilung jeweils eine Hälfte der Mutterzellwand auf die beiden Tochterzellen übergeht und nur die fehlende Hälfte neu gebildet wird (siehe *Cosmarium depressum* (Näg.) Lundell, Tafel IV: Abb. 9). Somit vereinen diese Individuen in sich - über Generationen - zeitlich getrennt gebildete Zellwandstrukturen. Nach Vollzug einer Zellwandmorphogenese ist die Strukturbildung abgeschlossen. Einmal ausgebildete, zellulosehaltige bzw. verkieselte Zellwandstrukturen (Größe, Form, Oberfläche) sind manifest. Eine Veränderung morphologischer Strukturen, bedingt z. B. durch wechselnde Umweltbedingungen infolge räumlicher (z. B. Transfer zwischen Pelagial- und Litoralzonen im Gewässer, Eintrag von Arten über einen Gewässer-Zufluß) und zeitlicher (z. B. saisonal verschiedene Nährstoffverfügbarkeit) Veränderungen, könnte erst mit der Zellwandmorpho-

Tafel IV: Abb. 1-6. *Cyclotella kuetzingiana/ocellata/comensis*. Die beiden Theken (a, b) einer jeweiligen Frustel werden gezeigt. Abb. 1a. „*C. kuetzingiana* var. *planetophora*“-Muster. Abb. 2b. „*C. kuetzingiana* var. *radiosa*“-Muster. Abb. 3. „*C. ocellata*“-Muster. Abb. 5. „*C. comensis*“-Muster. Angesichts der morphologischen Unähnlichkeit zwischen zwei Theken (a, b) einer einzelnen Zelle einerseits und dem gleitenden Übergang zwischen ähnlichen Theken verschiedener Zellen (s. Bild-Pfeile) andererseits, lassen sich die unterschiedlichen Schalenmuster gedanklich miteinander verbinden. Letztes wird anhand folgender Serie von Thekenpaare illustriert: „*C. ocellata*“-Muster - „*C. kuetzingiana* var. *planetophora*“-Muster: 3a/b, 4a → 4b, 2b → 2a, 1b → 1a; „*C. ocellata*“-Muster - „*C. comensis*“-Muster: 3a/b, 4a → 4b, 6b → 6a, 5b /a. Abb. 7, 8. *C. radiosa*. Abb. 7. Außenansicht der Schale, Lippenfortsatz am Ende verkürzter Striae (s. Pfeil links), kleine Öffnungen der zentralen Stützenfortsätze (s. Pfeil rechts) zwischen den Areolen. Abb. 8. Innenansicht des Schalenzentrums, zentrale Stützenfortsätze mit je 3 Satellitenporen sind deutlich er-



kennbar ( s. Pfeil). Abb. 9. *Cosmarium depressum*. Vegetative Zellteilung. Jeweils eine Mutterzellwandhälfte (große Halbzellen im Bild oben und unten) wird in die Tochterzelle übernommen. Analogie zwischen einzelligen Diatomeen und Desmidiaceen: Es sind Individuen mit - über Generationen - zeitlich getrennt gebildeten Zellwandstrukturen. Abb. 1, 2, 3. Kiessee. Abb. 4. Rosinsee. Abb. 5, 6. Parsteiner See. Abb. 7. Krumme Lake. Abb. 8. Großer Müggelsee. Abb. 9. Parsteiner See. Abb. 7. von R. Klee. Abb. 1-6. LM, Phasenkontrast. Abb. 7, 8. REM. Abb. 9. LM, Formaldehydfixierte Probe. Abb. 1-7, 9. Maßstab = 10 µm, in Abb. 1 a. Abb. 8. Maßstab = 1 µm.

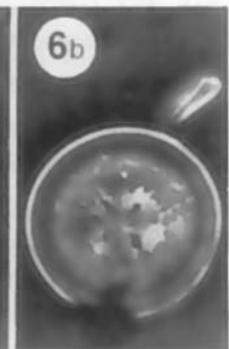
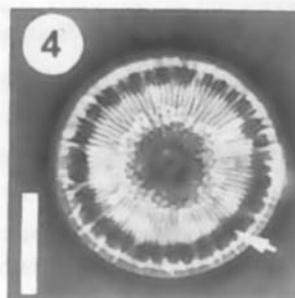
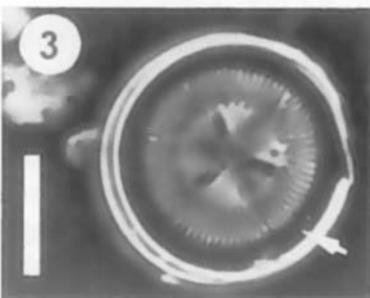
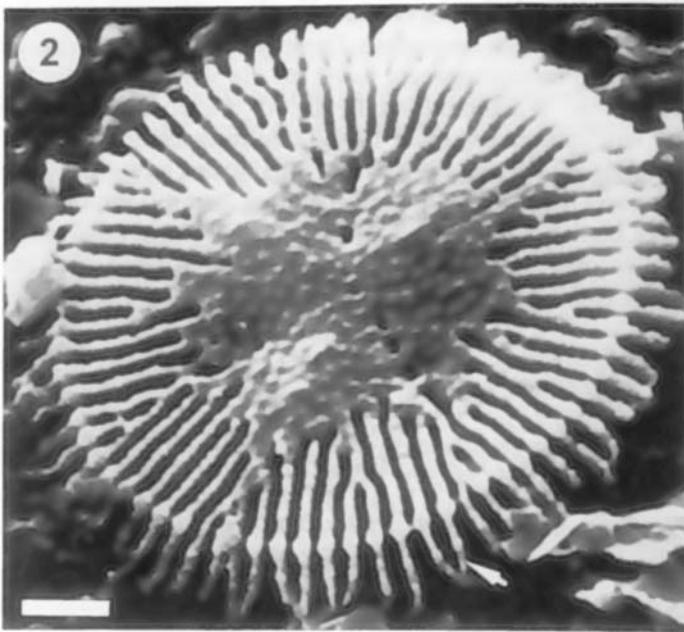
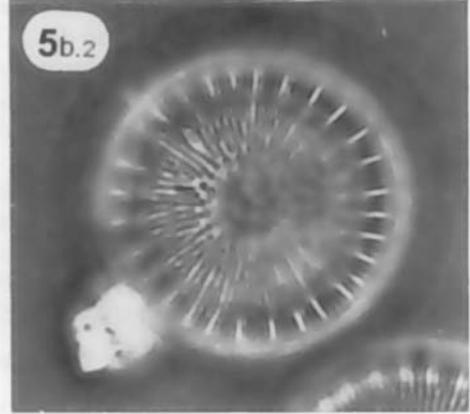
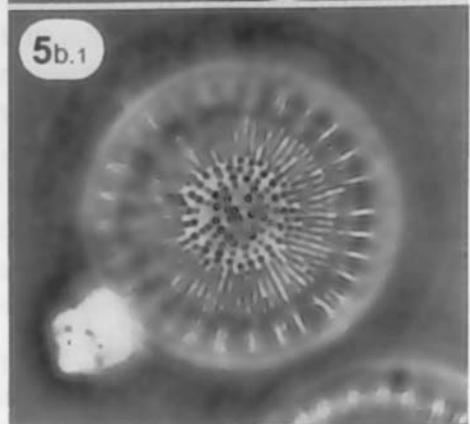
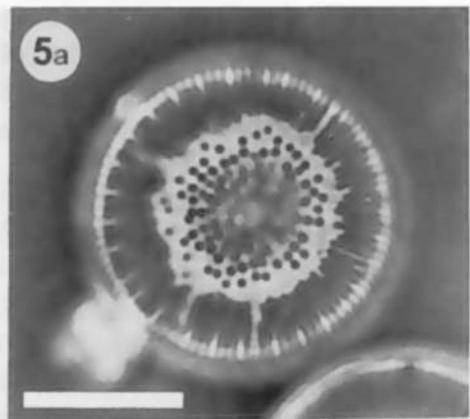
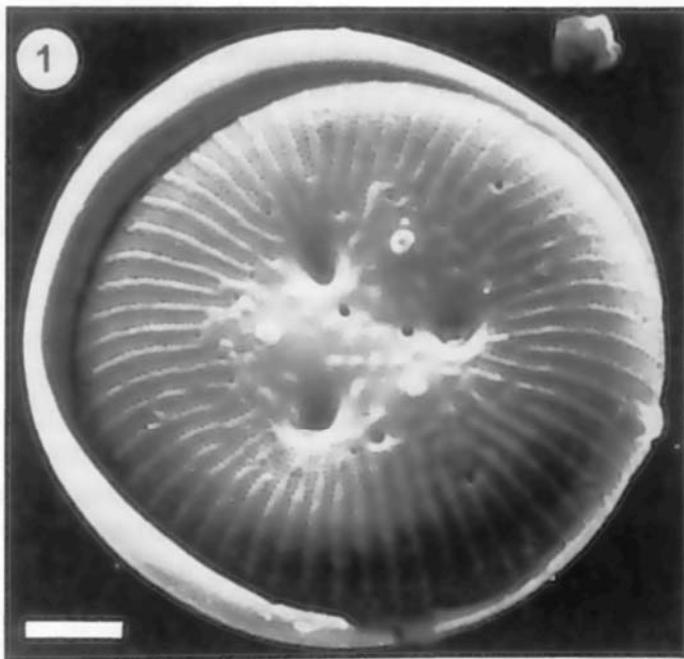
genese der folgenden Generation, d. h. mit der Neubildung der fehlenden Tochterzellwandhälfte, geprägt werden (vergleiche oben *Scenedesmus*). Die Information über einen sprunghaften Wechsel der Merkmalsausprägung zwischen den Generationen bliebe hier innerhalb eines Individuums aufgezeichnet und könnte somit evident die Variabilität polymorpher Sippen bei diesen beiden Algengruppen veranschaulichen.

Tatsächlich wurden beispielsweise für den *Staurastrum tohopekaligense*-Komplex (Desmidiaceae) phänotypisch verschiedene Halbzellen beschrieben (Ling & Tyler 1995). Aufgrund einer hohen Merkmalsplastizität innerhalb der Individuen konnten die Beschreibungen von mehreren Sippen paarweise überlappend miteinander kombiniert werden. Dabei zeigte sich eine größere morphologische Variabilität in den flachen tropischen Gewässern, während die Populationen in den tiefen, stabil geschichteten Seen weniger vielgestaltig waren (vergl. zu litoralen und pelagialen Zellformen von *Tabellaria flocculosa* in Krammer & Lange-Bertalot 1991).

Analog kann für *Cyclotella kuetzingiana/ocellata/comensis* ein vernetztes Überlappen verschiedener „Muster“ innerhalb der Frusteln nachgewiesen werden. Wie an anderer Stelle gezeigt wurde, lassen sich daher diese verschiedenen Schalenmuster einer Art zuordnen und drücken folglich eine weite Spanne der phänotypischen Plastizität aus (Teubner 1995). Es zeigt sich dabei die Tendenz, daß in den vier untersuchten Gewässern mit unterschiedlicher Morphometrie und Nährstoffverhältnissen die Theken mit „*C. kuetzingiana* var. *planetophora/radiosa*“- , „*C. ocellata*“- bzw. „*C. comensis*“-Muster verschieden häufig paarweise miteinander kombiniert vorkommen. Diese unterschiedliche Variationsbreite der verkieselten Schalenstruktur in den untersuchten Populationen steht jedoch nicht im Widerspruch zu der Vereinigung dieser Schalenmuster auf der Ebene der Artbeschreibung.

Bei der Interpretation verschiedenartiger Schalenmuster wird darüber hinaus die Relevanz der Zellwandmorphogenese für taxonomisch-limnologische Fragestellungen deutlich. Das Phänomen der unterschiedlichen Länge der Randstreifen zwischen zwei Theken einer Frustel konnte sowohl bei *C. kuetzingiana/ocellata/comensis* als auch bei *C. radiosa* beobachtet werden. Schultz & Trainor (1969) beschreiben das Auftreten verschieden langer Striae am Beispiel überlappender „*C. meneghiniana*“- und „*C. cryptica*“-Muster innerhalb einer Frustel. Es ist zu erwarten, daß dieses Erscheinungsbild abgestufter Striae-Längen innerhalb einer Zelle bei weiteren Sippen der

Tafel V: Aspekte der Zellwandmorphogenese bei *Cyclotella*. Abb. 1, 2. *Cyclotella kuetzingiana/ocellata/comensis*, Außenansicht der Schalen. Abb. 1. Vollständig verkieselte Theke. Am Schalenrand sind gebündelte Areolenreihen (Striae) und Interstriae sichtbar. Abb. 2. Unvollständig verkieselte Theke mit Rippen. Striae und Kammern (Alveolen, s. Pfeil) fehlen. Abb. 3, 4. Der dunkle Schalenrand (s. Pfeile) verweist auf das Stadium der Kammerbildung. Abb. 3. *Cyclotella kuetzingiana/ocellata/comensis*. Abb. 4. *C. radiosa*. Abb. 5, 6. Die beiden Theken (a, b) einer Frustel repräsentieren möglicherweise verschiedene Stadien der Zellwandmorphogenese. Innerhalb einer Frustel liegen den Theken (a) mit zum Schalenrand zurückgedrängten Streifen solche Theken (b) gegenüber, bei denen die Streifen weit in die Schalenmitte reichen. Abb. 5. *Cyclotella radiosa*. Abb. 5 b1, 2. Fokusvarianten der Theke (b) zeigen die unregelmäßige Vergabelung der Rippen. Abb. 6. *Cyclotella kuetzingiana/ocellata/comensis*. Abb. 1, 2, 4, 6. Rosinsee. Abb. 3. Kiessee. Abb. 5. Großer Müggelsee. Abb. 1, 2. REM, Maßstab = 2 µm. Abb. 3-6. LM, Phasenkontrast, Maßstab = 10 µm.



Gattung *Cyclotella* nachgewiesen werden kann (vergl. auch Geissler 1970 b). Diese, möglicherweise den allgemeinen Prozeß der Zellwandmorphogenese repräsentierenden Unterschiede der Zellwandstruktur (verschiedene Stadien der Verkieselung bei Epi- und Hypotheka einer Frustel), haben also keine taxonomische Signifikanz.

Die Bestimmung der Diatomeentaxa der Phytoplanktonproben der hier untersuchten Gewässer führte zu einer Auseinandersetzung mit Problemen der Dynamik der Morphogenese, der Zellzyklen und der Merkmalsvariabilität der Organismen aus unterschiedlichen Gewässertypen/Lebensräumen. Die vorgestellten Beispiele machen die Bedeutung einer differenzierteren Algendiagnostik für die limnologischen Untersuchungen deutlich, da nur nach Klärung der Merkmalsvariabilitäten/Merkmalsausprägungen aussagekräftige Quantifizierungen möglich werden. Da das Spektrum der Diatomeenarten in den hier untersuchten Gewässern recht ähnlich ist, ist eine deutlichere Differenzierung der Phytoplanktonzusammensetzung erst mit dem Vergleich der Biovolumina dieser Diatomeenarten zu erwarten (Teubner: in Vorbereitung).

### Danksagung

Ich bedanke mich für die wertvollen Diskussionen zur Diatomeensystematik bei Frau Prof. U. Geißler, Frau Dr. H. Håkansson und Herrn Dipl.-Ing. R. Klee. Mein besonderer Dank gilt auch Frau Dr. A.-M. M. Schmid für die detaillierte Diskussion zur Zellwandmorphogenese sowie für die Möglichkeit der Untersuchung der *Cyclotella*-Frusteln im REM. Frau E. Wachsmuth danke ich für die Unterstützung bei der Präparation der Diatomeen. Probenahme und Analysen wurden 1990-92 im Rahmen eines gemeinsamen Projektes zur regionalen Limnologie zwischen der FG Limnologie der Technischen Universität Berlin (Leitung Herr Prof. W. Rippl) und der FG Ökologie der Humboldt-Universität zu Berlin (Leitung Prof. J.-G. Kohl) durchgeführt. Die Untersuchung der Berliner Gewässer 1992/93 wurde mit einem Forschungsprojektes in der FG Ökologie der Humboldt-Universität (Leitung Prof. J.-G. Kohl) vom Bundesminister für Forschung und Technologie Bundesminister (BEO 339400A) gefördert und finanziert.

### Literatur

- ANAGNOSTIDIS, K. & J. KOMÁREK (1985): Modern approach to classification system of cyanophytes, 1-introduction. - Arch. Hydrobiol. Suppl. 71 (Algol. Stud. **38/39**): 291-302.
- ANWAND, K. (1973): Gewässerverzeichnis der Seen- und Flußfischerei der DDR. - Institut für Binnenfischerei Friedrichshagen, Berlin.
- COX, E. J. (1993): Diatom systematics - a review of past and present practice and a personal vision for future development. - Beih. Nova Hedwigia **106**: 1-20.
- ETTL, H. (1993): Bemerkungen zur gegenwärtigen Diatomeen-Systematik. - Nova Hedwigia **56**: 367-388.
- GEISSLER, U. (1970 a): Die Schalenmerkmale der Diatomeen - Ursachen ihrer Variabilität und Bedeutung für die Taxonomie. - Beih. Nova Hedwigia **31**: 511-535.
- GEISSLER, U. (1970 b): Die Variabilität der Schalenmerkmale bei den Diatomeen. - Nova Hedwigia **19**: 623-773.
- GEISSLER, U. (1982): Experimentelle Untersuchungen zur Variabilität der Schalenmerkmale bei einigen zentralen Süßwasser-Diatomeen, 1. Der Einfluß unterschiedlicher Salzkonzentrationen auf den Valva-Durchmesser von *Stephanodiscus hantzschii* Grunow. - Beih. Nova Hedwigia **73**: 211-247.
- GEISSLER, U. (1986): Experimental investigation on the variability of frustule characteristics of several freshwater diatoms, 2. The influence of different salt concentrations on some valve structures of *Stephanodiscus hantzschii* Grunow. - In: RICARD, M. (ed.), Proceedings of the 8th International Diatom Symposium, Paris **1984**: 59-66. Koeltz Koenigstein.

- GEISSLER, U. & R. JAHN. (1986): Intraspecific taxa of diatoms as indicators of water quality? - In: RICARD, M.(ed.), Proceedings of the 8th International Diatom Symposium, Paris **1984**: 766-772. Koeltz Koenigstein.
- HÅKANSSON, H. (1986): A taxonomic reappraisal of some *Stephanodiscus* species (Bacillariophyta). - Brit. phycol. J. **21**: 25-37.
- HÅKANSSON, H. (1988): A study of species belonging to the *Cyclotella bodanica/compta* complex (Bacillariophyceae). - In: ROUND, F. E. (ed.), Proceedings of the 9th International Diatom Symposium, Bristol **1986**: 329-354. Koeltz Koenigstein.
- HÅKANSSON, H. & A. E. BAILEY-WATTS (1993): A contribution to the taxonomy of *Stephanodiscus hantzschii* GRUNOW, a common freshwater planctonic diatom. - Diatom Res. **8**: 317-332.
- HÅKANSSON, H. & J. R. CARTER (1990): An interpretation of HUSTEDT's terms „Schattenlinie“, „Perlenreihe“ and „Höcker“ using specimens of the *Cyclotella radiosa*-complex, *C. distinguenda* HUST., and *C. cyclopuncta* nov. sp.- J. Iowa Acad. Sci. **97**: 153-156.
- HEGEWALD, E. (1989): The *Scenedesmus* strains of the culture collection of the University of Texas at Austin (UTEX). - Arch. Hydrobiol. Suppl. **82** (Algol. Stud. **55**): 153-189.
- HEGEWALD, E. & E. SCHNEPF (1991): *Scenedesmus abundans* (KIRCHN.) Chod., an older name for *Chlorella fusca* SHIH. et KRAUSS. - Arch. Protistenkd. **139**: 133-176.
- HUBER-PESTALOZZI, G. (1942): Das Phytoplankton des Süßwassers, Systematik und Biologie, 2. Teil, 2. Hälfte, Diatomeen. - In: Die Binnengewässer, Vol. 16. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- JEWSON, D. H. (1992): Life cycle of a *Stephanodiscus* sp. (Bacillariophyta). - J. Phycol. **28**: 856-866.
- KLEE, R. & C. STEINBERG (1987): Kieselalgen Bayerischer Gewässer. Informationsberichte Bayerisches Landesamt für Wasserwirtschaft - In: Loseblattsammlung Bayer. Landesamt, Teil **4**, München.
- KOMÁREK, J. (1987): Species concept in coccal green algae. - Arch. Hydrobiol. Suppl. **73** (Algol. Stud. **45**): 437-471.
- KRAMMER, K. & H. LANGE-BERTALOT (1986): Bacillariophyceae - 1. Teil: Naviculaceae. - In: Ettl, H., J. Gerloff, H. Heynig & D. Mollenhauer (eds): Süßwasserflora von Mitteleuropa, Vol. 2. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart und Jena.
- KRAMMER, K. & H. LANGE-BERTALOT (1988): Bacillariophyceae - 2. Teil: Centrales, Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. - In: Ettl, H., J. Gerloff, H. Heynig & D. Mollenhauer (eds): Süßwasserflora von Mitteleuropa, Vol. 2. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart und Jena.
- KRAMMER, K. & H. LANGE-BERTALOT (1991): Bacillariophyceae - 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. - In: Ettl, H., J. Gerloff, H. Heynig & D. Mollenhauer (eds): Süßwasserflora von Mitteleuropa, Vol. 2. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart und Jena.
- LANGE-BERTALOT, H. (1990): Current biosystematic research on diatoms and its implications for the species concept. - Limnetica **6**: 13-22.
- LING, H. U. & P. A. TYLER (1995): *Staurastrum tohopekaligense* species cluster. - Arch. Hydrobiol., Suppl. **106** (Algol. Stud. **76**): 27-60.
- PÉREZ-MARTÍNEZ, C., L. CRUZ-PIZARRO & P. SÁNCHEZ-CASTILLO (1992): Auxosporulation in *Cyclotella ocellata* (Bacillariophyceae) under natural and experimental conditions. - J. Phycol. **28**: 608-615.
- PICKETT-HEAPS, J., A.-M. M. SCHMID & L. EDGAR (1990): The cell biology of diatom valve formation. - In: ROUND, F. E. & D. I. CHAPMAN (eds): Progress in Phycological Research **7**: 1-168. Bioscience Resource Project, Bristol.
- REYNOLDS, C. S. (1984): The ecology of freshwater phytoplankton. - Cambridge University Press, Cambridge.
- ROSS, R., E. J. COX, N. I. KARAYEVA, D. G. MANN, T. B. B. PADDOCK, R. SIMONSEN & P. A. SIMS (1979): An amended terminology for siliceous components of the diatom cell wall.- Beih. Nova Hedwigia **64**: 513-533.

- ROUND, F. E. (1982): Auxospore structure, initial valves and the development of populations of *Stephanodiscus* in Farnoor Reservoir. - *Ann. Bot.* **49**: 447-459.
- ROUND, F. E., R. M. CRAWFORD & D. G. MANN (1990): The diatoms. Biology & morphology of the genera. - Cambridge University Press, Cambridge.
- SCHMID, A.-M. M. (1994): Aspects of morphogenesis and function of diatom cell walls with implications for taxonomy. - *Protoplasma* **181**: 43-60.
- SCHULTZ, M. E. & F. R. TRAINOR (1969): Production of male gametes and auxospores in a polymorphic clone of the centric diatom *Cyclotella*. - *Can. J. Bot.* **48**: 947-951.
- SNEATH, P. H. A. & R. R. SOKAL (1973): Numerical taxonomy. - W. H. Freeman & Co., San Francisco.
- SOMMER, U. (1994): Planktologie. - Springer Verlag, Berlin.
- 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**: 191-205.
- THERIOT, E. & E. STOERMER (1984): Principal component analysis of *Stephanodiscus*: Observation on two new species from *Stephanodiscus niagarae* complex. - *Bacillaria* **7**: 37-53.
- TRAINOR, F. R. & P. F. EGAN (1991): Discovering the various ecomorphs of *Scenedesmus*: The end of a taxonomic era. - *Arch. Protistenkd.* **139**: 125-132.
- TRAINOR, F. R., H. L. ROWLAND, P. A. WINTER & P. L. BONANOMI (1971): Some examples of polymorphism in algae. - *Phycologia* **10**: 113-119.

Received 14 November 1995, accepted in revised form 20 June 1996.

## Merkmalvariabilität bei planktischen Diatomeen in Berlin-Brandenburger Gewässern

von

Katrin Teubner

Humboldt-Universität zu Berlin, Institut für Biologie, Fachgruppe Ökologie  
Unter den Linden 6, D-10099 Berlin, Germany

und

Institut für Limnologie/Abt. Mondsee, Österreichische Akademie der Wissenschaften  
Gaisberg 116, A-5310 Mondsee, Austria\*

Mit 5 Tafeln, 1 Diagramm und 2 Tabellen

*Dedicated to Prof. Ursula Geissler on the occasion of her 65th birthday*

Teubner, K. (1997): Merkmalsvariabilität bei planktischen Diatomeen in Berlin-Brandenburger Gewässern. - Nova Hedwigia 65: 233-250.

**Abstract:** Stable, diacritical features are necessary for the description of morphospecies. However, many planktic species of different waters show a wide range of phenetical plasticity and are therefore difficult to identify. In the case of diatom frustules, character variation can be discussed on two levels — within and between individuals. A character variation between individuals is exemplified by the number of shortened striae on the entire valve face of *Cyclotella radiosa*, which continuously increases with the circumference of the valve. Within individuals discontinuous morphological changes may also occur, since frustules are units of cell wall structures successively developed over generations (e.g. heterovalvare cells of the taxon of the *Cyclotella kuetzingiana/ocellata/comensis*-group. Frustules of *C. radiosa* as well as frustules of *C. kuetzingiana/ocellata/comensis* have different lengths of ribs on the epi- and on the hypotheca. This phenomenon of different lengths of the ribs within a single frustule is discussed with respect to cell wall silification. The character variability of diatoms related to changes in cell wall structures of other algal groups is discussed (Chlorococcales and Desmidiaceales). The occurrence of the planktic diatom species is indicated for 11 investigated waters in the Berlin-Brandenburg area of Germany during the observation period from 1990 to 1993.

**Zusammenfassung:** Im Rahmen einer differenzierten Betrachtung von Merkmalsvariationen bei Diatomeen ist eine Diskussion der Merkmalsvariabilität in zweifacher Hinsicht sinnvoll, sowohl zwischen als auch innerhalb von Individuen. Unterschiede zwischen Individuen lassen sich am Beispiel der Anzahl der verkürzten Striae je Valvenfläche bei *Cyclotella radiosa* verdeutlichen. Die Zahl der verkürzten Striae steigt kontinuierlich mit dem Valvendurchmesser. Innerhalb von Individuen können auch sprunghafte Veränderungen der Zellwandstrukturen aufgezeichnet sein, da die Diatomeenfrusteln in sich — über Generationen — zeitlich versetzt gebildete Zellwandstrukturen vereinen (Beispiel: heterovalvare Zellen des

\*Address for correspondence

Taxons aus dem *Cyclotella kuetzingiana/ocellata/comensis*-Formenkreis). Das Phänomen der verschiedenen Länge der Randstreifen auf der Epi- und der Hypotheka einer Frustel wurde sowohl bei *C. radiosa* als auch bei *C. kuetzingiana/ocellata/comensis* mehrfach beobachtet und wird unter dem Aspekt der Zellwandmorphogenese diskutiert. Die Merkmalsvariabilität der Diatomeen wird mit ähnlichen Erscheinungen bei den Chlorococcales und Desmidiaceales anhand der Literatur verglichen. Ein Überblick über das Vorkommen planktischer Diatomeen in 11 Gewässern von Berlin-Brandenburg wird für die Untersuchungsjahre 1990 bis 1993 gegeben.

**Key words:** phytoplankton composition, Bacillariophyceae, character variation, phenetical plasticity, *Cyclotella radiosa*, *Cyclotella kuetzingiana/ocellata/comensis*-group.

## Einleitung

Struktur und Dynamik des Phytoplanktons werden häufig auf der Ebene von Arten bzw. höherer Taxa untersucht (u.a. Reynolds 1993, Sommer 1994). Das Artkonzept wird für die einzelnen Algenklassen ähnlich diskutiert (Cyanophyceae: Anagnostidis & Komárek 1985; Bacillariophyceae: Geissler 1970a, Ettl 1993; Chlorophyceae: Komárek 1987). Die Kriterien der biologischen Artdefinition lassen sich bei vielen einzelligen Algen, im Gegensatz zu höheren Pflanzen, nur schwer anwenden. Für die praktische, systematische Arbeit ist die Definition von Morphospezies, nach der sich Arten (Genotypen) aufgrund diakritischer, qualitativer und/oder quantitativer Merkmale voneinander abgrenzen lassen, stärker relevant. In die moderne Algen-systematik fließen neben den morphologischen Merkmalen verstärkt ökologische, physiologische und biochemische Charakteristika ein (u.a. Round et al. 1990, Cox 1993, Schmid 1994). Bei der Klassifizierung der Algentaxa finden zunehmend Methoden der numerischen Taxonomie Anwendung (z.B. Sneath & Sokal 1973).

Ein Dilemma hinsichtlich eines klaren Artkonzepts in der Algentaxonomie sieht beispielsweise Lange-Bertalot (1990) darin, daß zwischen den verschiedenen Kategorien der Artdefinitionen nicht konsequent differenziert wird und somit einerseits reale Arten im Sinne der Populationsbiologie (Biospezies), andererseits aber taxonomische oder typologische Arten (Morphospezies) beschrieben werden.

Der Beschreibung von Morphospezies liegt die Suche nach stabilen, artdiagnostischen Merkmalen zugrunde. Dem steht die Variabilität vieler Merkmale gegenüber. Der Polymorphismus bei Algen ist Ausdruck einer möglichen, weiten Spanne der phänotypischen Plastizität. Eine Übersicht zu polymorphen Strukturen verschiedener Taxa wird z.B. von Trainor et al. (1971) gezeigt. Verschiedene Ursachen der Merkmalsvariabilität bei den Diatomeen werden u.a. von Geissler & Jahn (1986) diskutiert.

Im Mittelpunkt der vorliegenden Studie steht die Variabilität der Merkmale bei zentrischen Diatomeen, die anhand einiger planktischer Vertreter aus Berliner und Brandenburger Seen aufgezeigt und kritisch diskutiert wird. Ein Überblick zur Diatomeenflora dieser für den Raum Berlin-Brandenburg typischen Gewässer wird gegeben.

## Material und Methoden

Untersucht wurde das Phytoplankton von 11 Gewässern in Berlin-Brandenburg monatlich bzw. 14-tägig über einen Zeitraum von bis zu vier Jahren (1990-1993: Großer Müggelsee, Müggelsee-Zufluß, Flakensee, Flakensee-Zufluß Woltersdorfer Schleuse; 1992/93: Flakensee-Zufluß Löcknitz; 1990-1992: Langer See, Kiessee, Parsteiner See, Rosinsee; 1990/91: Krumme Lake, Großer Plagesee). Eine Übersicht der wesentlichen limnologischen Kennwerte der 11 untersuchten Gewässer ist in Tabelle I gegeben.

Tabelle I. Morphometrische\*, physikalisch-chemische und biologische Parameter zu den 8 untersuchten Seen\*\*. (Mittlere Werte der Epilimnionproben über den gesamten Untersuchungszeitraum, Abk. der Seennamen s. Tab. II)

Seen (Abk.)	LANS	MUES	FLAS	KIES	PARS	ROSS	KRUL	GPLA
maximale Gewässertiefe [m]	7	7,5	8,5	4,5	27	9	4,8	5
Gewässerfläche [ha]	153	770	73	20	1100	20	15	78
Sichttiefe [m]	0,9	1,6	2,1	1,4	4,4	3	0,8	1,8
Leitfähigkeit [mS m <sup>-1</sup> ] 20°C	59	65	87	88	47	53	18	23
Gesamt-Stickstoff [µmol l <sup>-1</sup> ]	107	89	46	62	56	84	105	84
Gesamt-Phosphor [µmol l <sup>-1</sup> ]	7,05	6,29	5,29	1,5	0,54	0,78	2,36	0,7
Gelöstes reaktives Silizium [µmol l <sup>-1</sup> ]	122	102	76	29	6,7	11	3,4	3,6
Gesamt-Phytoplankton-Biovolumen [mm <sup>3</sup> l <sup>-1</sup> ]	13,47	11,26	3,25	1,88	0,53	1,13	9,18	0,98

\* Angaben von Anwand (1973); \*\* ohne Zuflüsse

Das Material stammt aus quantitativen Epilimnionproben. Zur Determination der Kieselalgenarten wurden die mit Lugol'scher Lösung fixierten Planktonproben einem schonenden Präparationsverfahren unterzogen (Teubner 1995). Damit bleiben auch hyalin verkieselte Strukturen, wie Schalen von *Nitzschia acicularis* (Tafel III: Abb. 12) und von kleinen einzelligen zentrischen Diatomeen oder auch Schuppen von *Synura*- und *Mallomonas*-Arten erhalten. Ein besonderer Vorteil dieser Methode ist, daß die beiden Theken einer Frustel nicht auseinanderfallen. Somit kann die Variabilität der verkieselten Schalenstruktur innerhalb einer Zelle untersucht werden.

Zur Determination der Kieselalgenarten im Lichtmikroskop (LM) wurde das Material in Naphrax eingebettet. Im LM nicht mehr auflösbare artdiagnostische Merkmale sowie Aspekte der Zellwandmorphogenese wurden im Rasterelektronenmikroskop (REM) untersucht. Die Bestimmung der Diatomeenarten wurde hauptsächlich auf Krammer & Lange-Bertalot (1986, 1988, 1991) und Klee & Steinberg (1987) gestützt. Die Terminologie zu verkieselten Zellwandstrukturen wurde Ross et al. (1979) entnommen.

Zur Untersuchung der Anzahl der verkürzten Striae je Valvenfläche bei *Cyclotella radiosa* wurden Theken aus den 11 Gewässern für einen jeweiligen Zeitraum von einem Jahr ausgewertet. Die Ergebnisse sind in einem Box-Whisker-Plot (Heiler & Michels 1994) dargestellt.

## Ergebnisse

Anhand der fotografischen Abbildungen der Tafeln I-V werden ausgewählte Diatomeentaxa der 11 untersuchten Gewässer dargestellt. Die Präsentation der Diatomeenarten aus verschiedenen Habitaten zeigt dabei einen Ausschnitt möglicher Variationen der Schalengrößen, -strukturen und -formen der jeweiligen Diatomeenart. Mit den Abbildungspaaren a und b werden jeweils die beiden Theken einer

Frustel gezeigt. Dagegen wird mit Abbildungspaaren 1 und 2 auf verschiedene Fokussierebenen einer Theke verwiesen.

Ein Ausschnitt der Variationen der schalenmorphologischen Strukturen wird folgend anhand ausgewählter *Cyclotella*-Arten beschrieben.

Die Tendenz zur Vereinfachung der Schalenstruktur mit abnehmendem Valvendurchmesser läßt sich am Beispiel von *Cyclotella radiosa* veranschaulichen. Bei dieser Art wird die gleichmäßige Anordnung der Rippen am Schalenrand häufig durch verkürzte Striae unterbrochen. Die Anzahl der verkürzten Striae je Valvenfläche variiert jedoch (Tafel III: Abb. 1-8, Tafel IV: 7). So sind beispielsweise auf der Valvenfläche der Theke in Abb. 1 (Tafel III) vier, auf jener in Abb. 7 (Tafel III) aber nur zwei verkürzte Striae vorhanden. In der Box-Whisker-Darstellung der Abb. 1 wird die Häufigkeitsverteilung dieser Anzahl der verkürzten Striae in Abhängigkeit zum Valvendurchmesser dargestellt. Diese Grafik basiert auf einem umfangreichen Datensatz von 4145 Theken aus den 11 Gewässern. So wird deutlich, daß sich das Vorkommen von 4-5 verkürzten Striae je Theke auf die großen Schalen beschränkt. Im Einklang dazu zeigt sich bei kleinen Zellen sehr häufig ein Fehlen bzw. das Vorhandensein von nur wenigen verkürzten Striae.

Aus der Literatur (siehe folgend) ist eine diffizile taxonomische Abgrenzung zwischen den Formenkreisen um *Cyclotella radiosa* und *Cyclotella bodanica* bekannt. Im Zusammenhang mit Diagramm 1 ist es daher wichtig zu erwähnen, daß bei den

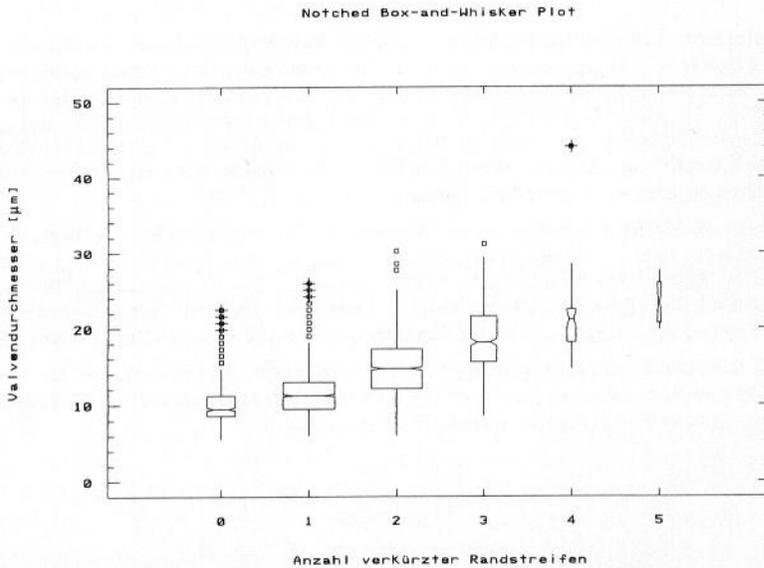


Diagramm 1. Häufigkeitsverteilung der Anzahl der verkürzten Randstreifen je Theke in Abhängigkeit zum Valvendurchmesser am Beispiel von *Cyclotella radiosa*. [Gekerbte Box-Whisker-Darstellung. Die Linie innerhalb einer jeweiligen "Box" zeigt den Medianwert der Valvendurchmesser einer Gruppe Theken mit gleicher Anzahl verkürzter Striae an, die Quadrate bzw. "+" kennzeichnen Ausreißer bzw. extreme Ausreißer. Datenbasis sind 4145 Theken aus den 11 Gewässern.]

Auswertungen der Dauerpräparate der 11 Gewässer sämtliche Schalen dieser Formenkreise allein der Art *C. radiosa* zugeordnet wurden. Ausnahmslos war am Schalenrand bei jeder 3.-4.(5.) Rippe eine Schattenlinie (diese je nach Fokussierung hellen bzw dunklen Linien sind verstärkte Rippen, die jeweils einen Stützenfortsatz tragen; Tafel III: Abb. 1-8, Tafel V: Abb. 4, 5) im LM sichtbar (Håkansson & Carter 1990). Für Arten aus dem *C. radiosa*-Komplex soll dieser relativ weite Abstand der Schattenlinien diakritisch gegenüber den Arten des *C. bodanica*-Komplexes sein. Aufgrund des Vorhandenseins zentraler Stützenfortsätze (Tafel IV: Abb. 7, 8) konnten die Schalen der untersuchten Gewässer innerhalb des *C. radiosa*-Komplexes gegenüber *C. glabriuscula* (Grunow) Håkansson (Håkansson 1988) abgegrenzt werden.

Mit der Darstellung von Frusteln werden Unterschiede zur Anordnung und Ausprägung der verkieselten Schalenstruktur zwischen Epi- und Hypotheka einer Zelle sichtbar. Bei Frusteln von *C. atomus* (Tafel II: Abb. 14, 15) ist eine zueinander versetzt Anordnung der beiden, je Theke einzeln in der Schalenmitte liegenden Stützenfortsätze zu sehen. Bei *Cyclotella pseudostelligera* zeigen sich Varianten in der Merkmalsausprägung innerhalb einer Frustel. Theken mit sternförmigem und strukturlosem Mittelfeld liegen meist kombiniert in einer Zelle vor (Tafel II: Abb. 10, 11).

Für das Taxon aus dem *Cyclotella kuetzingiana/ocellata/comensis*-Formenkreis sind isovalvare Frusteln im Wechsel mit heterovalvaren Frusteln nacheinander in Pfeilrichtung dargestellt (Tafel IV: Abb. 1-6). Die 6 Thekenpaare sind dabei so angeordnet, daß eine größtmögliche phänotypische Unähnlichkeit zwischen den zwei zusammengehörigen Theken einer Zelle einerseits und ein gleitender Übergang zwischen ähnlichen Theken verschiedener Zellen andererseits veranschaulicht werden kann. In diesem Sinne aneinandergereihte Thekenpaare der untersuchten *Cyclotella*-Zellen illustrieren somit eine gedankliche Verknüpfung morphologischer unähnlicher Schalenmuster. Die Variationen und Co-Variationen der verschiedenen Merkmale innerhalb dieses polymorphen Formenkreises konnten auf der Basis von über 100 Frusteln aus dem hier untersuchten Gewässerspektrum anhand multivariater statistischer Methoden detailliert beschrieben werden (Teubner 1995).

Sowohl für *C. radiosa* als auch für *C. kuetzingiana/ocellata/comensis* zeigt sich mehrfach, daß innerhalb einer Zelle eine Theke mit kurzen, zum Schalenrand zurückgedrängten Streifen einer Theke gegenüber liegt, bei der lange Streifen, weit in das Schalenzentrum hineinreichend, zu sehen sind (Tafel V: Abb. 5, 6). Es wird vermutet, daß hier die beiden Theken einer Frustel unterschiedliche Stadien der Zellwandmorphogenese repräsentieren (Schmid, persönl. Mitteilung). Bei den Theken mit weit in die Schalenmitte hineinreichenden Streifen wird im REM das Fehlen einer horizontalen Ausdifferenzierung der Schalenstruktur deutlich (Pickett-Heaps et al. 1990). Zwischen den Rippen sind noch keine Areolenreihen gebildet (Tafel V: Abb. 2). Bei vollständig verkieselten Theken (Tafel V: Abb. 1) sind die reihenförmig angeordneten Areolen (Striae) zwischen den Rippen (Interstriae) sichtbar.

Bei fertig verkieselten "typischen" Theken von *C. radiosa* sind nur in der Randzone die Striae bzw. Interstriae sichtbar. Da über die kurze Distanz eines schmalen Schalenrandes nur wenige verkürzte Striae eingeschoben liegen, zeigt sich eine nahezu

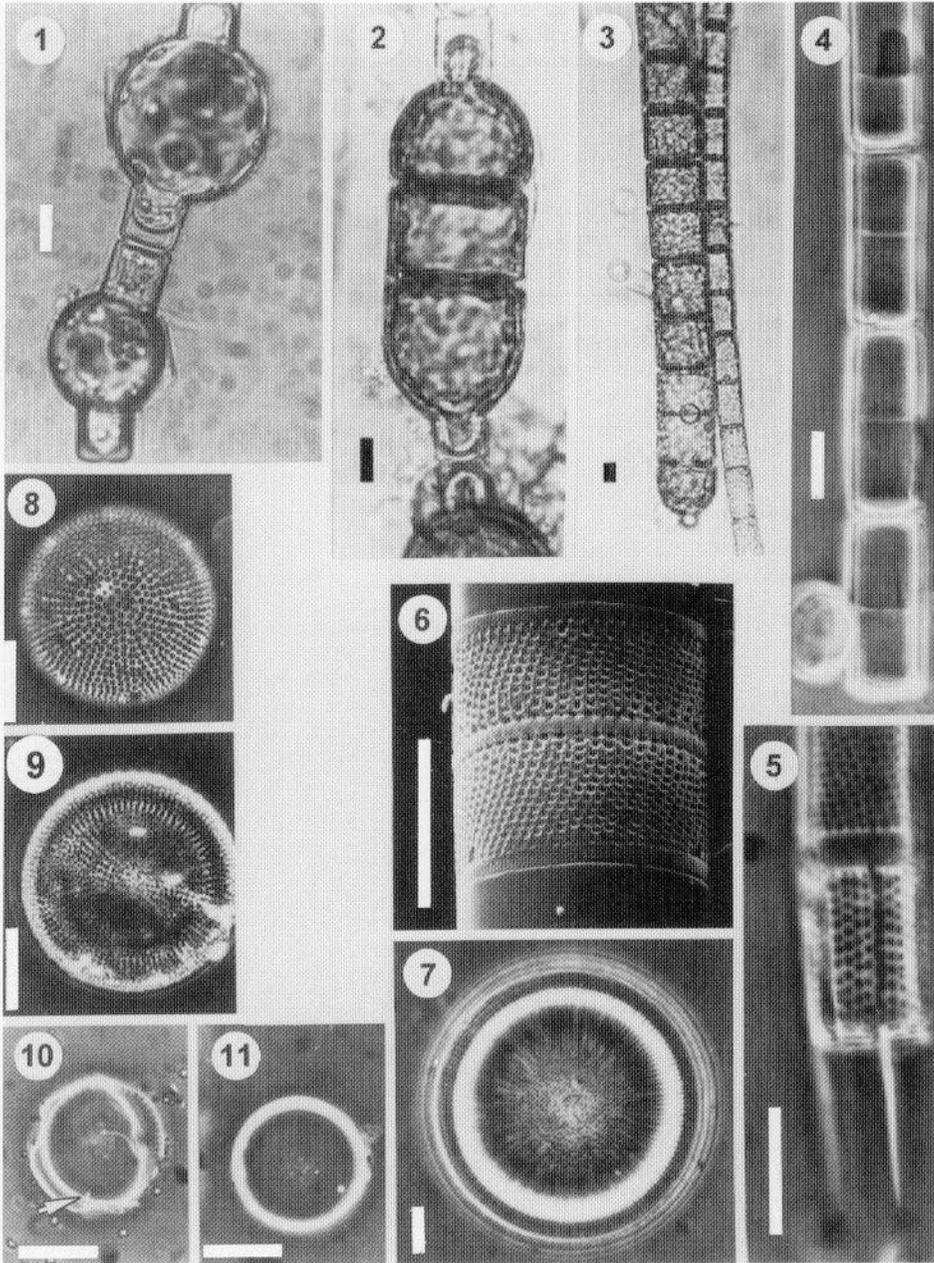
gleichmäßige parallele Anordnung der Interstriae (Tafel V: Abb. 5a). Dagegen weisen Theken mit weit in das Schalenzentrum hineinreichenden Streifen — Theken, die möglicherweise ein Stadium unvollständiger Verkieselung repräsentieren — unregelmäßige Gabelung der Rippen auf (Tafel V: Abb. 5b).

Bei vereinzelt Theken von sowohl *C. kuetzingiana/ocellata/comensis* als auch *C. radiosa* sind im LM dunkle Schalenränder (Tafel V: Abb. 3, 4) auffällig. Diese Schalenränder weisen auf eine unvollständige Morphogenese der Kammern (Alveolen) hin (Schmid, pers. Mitteilung; vergleiche auch Tafel V: Abb. 2) und verdeutlichen wiederum die Relevanz der Zellwandmorphogenese bei der Determination der Diatomeenarten aus Freilandproben.

Das Vorkommen der oben diskutierten Arten sowie anderer im Plankton aufgefundener Diatomeen der 11 untersuchten Gewässer ist in Tab. II für den gesamten Beobachtungszeitraum aufgelistet. Ausgewählte Parameter der Tabelle I verweisen auf die verschiedenen hydrochemisch-physikalischen und morphometrischen Bedingungen in den untersuchten Gewässern.

Die Artenliste zeigt deutlich, daß ein ähnlich breites Artenspektrum in allen 11 untersuchten Gewässern vorhanden ist. Für Arten wie *Actinocyclus normanii* (Tafel I: Abb. 8), *Cyclostephanos dubius* (Tafel II: Abb. 3, 4), *Cyclotella kuetzingiana/ocellata/comensis*, *C. radiosa*, *Stephanodiscus hantzschii* (Tafel II: Abb. 7-9), *S. minutulus/parvus* (Tafel II: Abb. 6), *S. neoastreae* (Tafel II: Abb. 1, 2) und *Fragilaria ulna* konnte jeweils ein Vorkommen über das gesamte untersuchte Gewässerspektrum nachgewiesen werden. Somit sind eine Reihe von Diatomeenarten, die in den nährstoffreichen (hypertrophen), flachen, stark durchflossenen Gewässern (Langer See, Großer Müggelsee und Flakensee einschließlich der jeweiligen Zuflüsse) stärkere Massenentwicklungen aufweisen (z.B. *Stephanodiscus hantzschii*) auch in den nährstoffärmeren Gewässern, dem Kieselsee (eutroph) und den beiden tiefen Seen (mesotroph, Parsteiner See und Rosinsee) sowie den beiden flachen Mooreseen (dystroph, Nährstoffsituation: mesotroph bis eutroph, aber Kopplung an extrem niedrige Siliziumkonzentration) vertreten. Umgekehrt finden sich Arten (z.B. *Cyclotella kuetzingiana/ocellata/comensis*), die ihren Schwerpunkt der Biomasseentwicklung in den mesotrophen und dystrophen Seen haben, auch vereinzelt in den hypertrophen Gewässern. Ein eher gewässerspezifisches Vorkommen wurde dagegen für andere Arten festgestellt. So konnte z.B. *Thalassiosira weissflogii* (Tafel I: Abb. 10, 11) allein an den mineralreichen Gewässerstandorten (siehe Leitfähigkeit in Tab. I), in dem

Tafel I. Abb. 1-7: *Melosira* sensu lato. Abb. 1-4. *Melosira varians*. Beispiel der innerartlichen starken Streuung der Trichombreiten innerhalb einer Planktonprobe infolge abrupter Vergrößerung der Valvendurchmesser mit der sexuellen Fortpflanzung. Abb. 1. Kugelförmige Auxosporen. Abb. 2. Nach Teilung der kugelförmigen Initialzelle werden hemisphärische und folgend zylinderförmige vegetative Zellen gebildet. Abb. 3. Breites Trichom (links) mit vegetativen Zellen, die sich unmittelbar aus der Teilung der Initialzellen ergeben haben. Abb. 4. Mantelfläche ohne grobe Areolierung. Abb. 5. *Aulacoseira granulata*. Abb. 6. *A. ambigua*, die für diese Art charakteristische bifide Form der Verbindungsdornen ist nur im REM erkennbar. Abb. 7. *Ellerbeckia arenaria*. Abb. 8-11. Solitäre zentrische Diatomeen. Abb. 8.



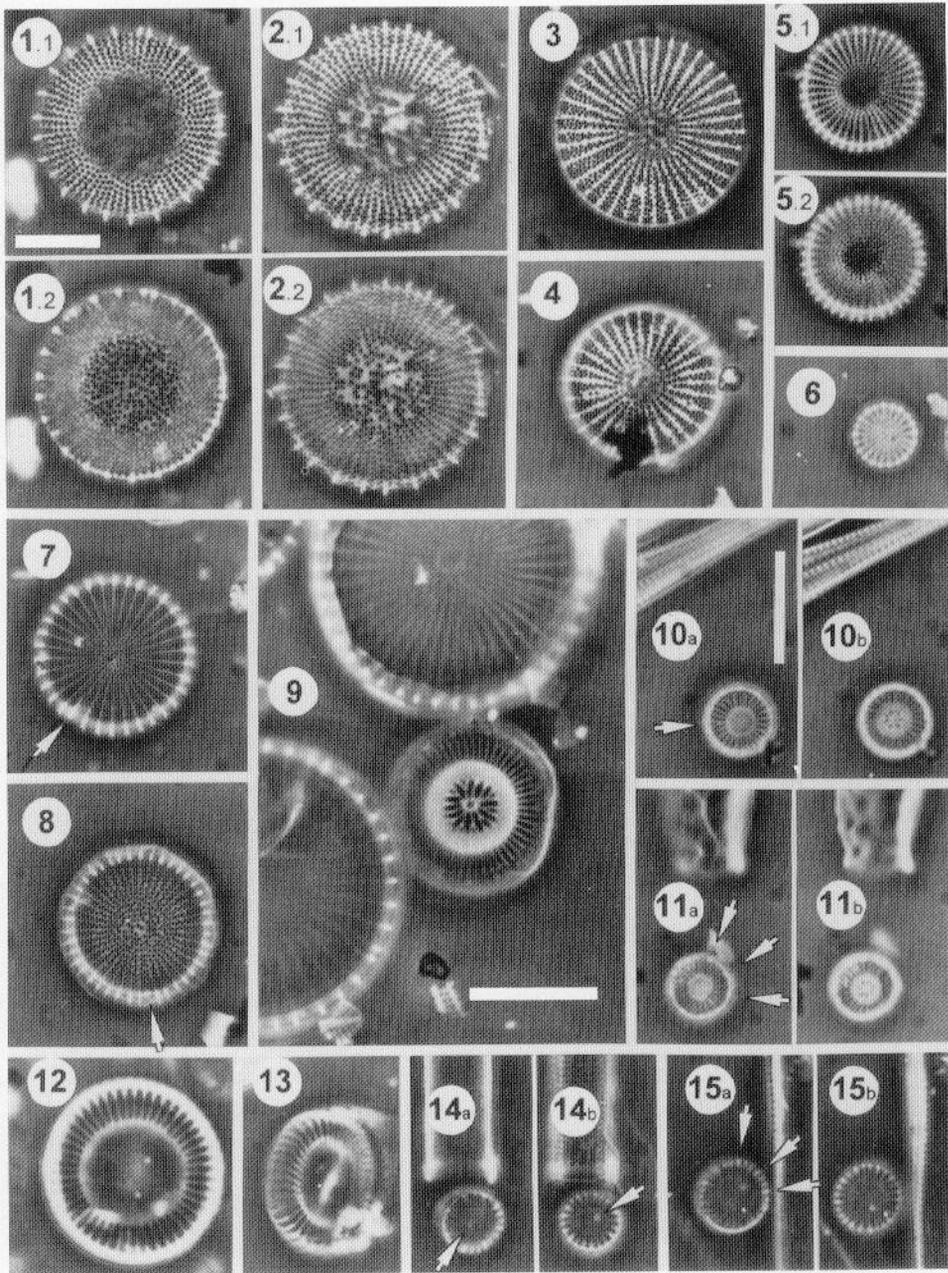
*Actinocyclus normanii*. Abb. 9. *Thalassiosira lacustris*. Abb. 10, 11. *Thalassiosira weissflogii*. Abb. 10. Fokus auf Lippenfortsatz am Schalenrand (Pfeil). Abb. 11. Fokus auf zentrale Stützenfortsätze (helle Punkte in Schalenmitte). Abb. 1-5. Großer Müggelsee, Abb. 6. Krumme Lake, Abb. 7. Langer See, Abb. 8. Großer Plagesee. Abb. 9. Kiessee. Abb. 10, 11. Flakensee. Abb. 2. von R. Klee. Abb. 1-5, 7-11. LM. Abb. 1-3. Lebendprobe. Abb. 4, 5, 7-11. Phasenkontrast. Abb. 6. REM. Alle Maßstäbe = 10  $\mu\text{m}$ .

Tabelle II. Vorkommen der Diatomentaxa in den 11 Gewässern für den gesamten Untersuchungszeitraum (Planktonproben). Gewässerabk.: Langer See (LANS), Großer Müggelsee (MUES), Müggelsee-Zufluß (MUEZ), Flakensee (FLAS), Flakensee-Zufluß Wolterdorfer Schleuse (FLZW), Flakensee-Zufluß Löcknitz (FLZL), Kiese (KIES), Parsteiner See (PARS), Rosinsee (ROSS), Krumme Lake (KRUL), Großer Plagesee (GPLA).

	LANS	MUES	MUEZ	FLAS	FLZW	FLZL	KIES	PARS	ROSS	KRUL	GPLA
<b>Bacillariophyceae</b>											
<b>Centrales</b>											
<i>Actinocyclus normanii</i> (Gregory ex Greville) Hustedt	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Aulacoseira ambigua</i> (Grunow) Simonsen		x	x	x						x	
<i>Aulacoseira granulata</i> (Ehrenberg) Simonsen	x	x	x	x	x		x				x
<i>Aulacoseira italica</i> (Ehrenberg) Simonsen		x	x	x		x				x	
<i>Aulacoseira</i> spp.								x	x		
<i>Cyclotophanos dubius</i> (Fricke) Round	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Cyclotophanos invisitatus</i> (Hohn et Hellerman) Theriot, Stoermer et Håkansson	x	x	x	x	x	x	x	x	x		
<i>Cyclotella atomus</i> Hustedt	x	x	x	x	x	x					
<i>Cyclotella comensis</i> Grunow *								(x)	(x)		(x)
<i>Cyclotella kuetzingiana</i> var. <i>radiosa</i> Fricke und C. K. var. <i>planetophora</i> Fricke *	(x)										
<i>Cyclotella monoghiliana</i> Kützing	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Cyclotella ocellata</i> Pantocsek *	(x)										
<i>Cyclotella pseudostelligera</i> Hustedt	x	x	x	x	x	x			x	x	x
<i>Cyclotella radiosa</i> (Grunow) Lemmermann	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Cyclotella schumannii</i> (Grunow) Håkansson							x		x		
<i>Cyclotella stelligera</i> Cleve et Grunow	x	x	x	x							
<i>Ellerbockia arenaria</i> (Moore) Crawford	x	x	x								x
<i>Melosira varians</i> Agardh		x	x	x	x	x					
<i>Stephanodiscus alpinus</i> Hustedt	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Stephanodiscus hantzschii</i> Grunow	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Stephanodiscus medius</i> Håkansson								x	x		
<i>St. minutulus</i> (Kützing) Cleve et Möller und St. <i>parvus</i> Stoermer et Håkansson	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Stephanodiscus neoastraea</i> Håkansson et Hickel	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Thalassiosira lacustris</i> (Grunow) Hasle							x				
<i>Thalassiosira weissflogii</i> (Grunow) Fryxell et Hasle				x	x	x					
<b>Pennales</b>											
<i>Asterionella formosa</i> Hassall	x	x	x	x	x	x	x	x	x		
<i>Diatoma tenuis</i> Agardh	x	x	x	x	x	x	x				
<i>Fragilaria reicheltii</i> (Voigt) Lange-Bertalot				x	x	x	x				x
<i>Fragilaria borolinensis</i> (Lemmermann) Lange-Bertalot	x	x	x	x	x	x					
<i>Fragilaria construens</i> (Ehrenberg) Grunow				x	x	x		x			
<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitton	x	x	x	x	x	x	x	x	x		
<i>Fragilaria ulna</i> var. <i>acus</i> (Kützing) Lange-Bertalot	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Fragilaria ulna</i> var. <i>ulna</i> (Nitzsch) Lange-Bertalot		x		x	x	x	x	x			
<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kützing) Rabenhorst				x	x		x				
<i>Navicula</i> spp.				x	x	x		x			
<i>Nitzschia acicularis</i> W. Smith	x	x	x	x	x	x	x				
<i>Nitzschia fonticola</i> Grunow		x									
<i>Nitzschia sigmoides</i> (Ehrenberg) W. Smith				x	x	x					
<i>Nitzschia</i> spp.				x	x	x		x			
<i>Pinnularia</i> spp.					x						
<i>Plourosigma</i> spec.				x				x			
<i>Tabellaria flocculosa</i> (Roth) Kützing					x		x	x		x	x

\* - Theken mit "Cyclotella comensis", "C. kützingiana var. radiosa", "C. kützingiana var. planetophora" und "C. ocellata"-Muster (siehe Tafel IV: Abb. 1-6) treten überlappend innerhalb und zwischen Frusteln des C. kuetzingiana/ocellata/comensis -Formenkreises auf und werden daher einer Art zugeordnet, deren verkieselte Schalenstruktur eine weite phänotypische Plastizität aufweisen kann (ausführlich s. Teubner 1995).

Tafel II. Abb. 1-9: *Stephanodiscus*-Arten. Abb. 1, 2. *Stephanodiscus neoastraea*. Fokussierung auf den marginalen (.1) und zentralen Bereich (.2) der konzentrisch gewellten Schalenflächen. Schalen mit unregelmäßiger Anordnung der Randdornen und variabler Anordnung der Areolen im Zentralfeld. Abb. 3-5. Stark konzentrisch gewellte *Stephanodiscus*-Arten mit regelmäßiger Anordnung der Randdornen. Abb. 3, 4. *Stephanodiscus medius*. Im marginalen Bereich 2-3(-4) Areolenreihen (Faszikel) zwischen den Interfaszikeln (s. Håkansson 1986). Abb. 5. *Stephanodiscus alpinus*. Verschiedene Fokussierung. Abb. 5.1. Im marginalen Bereich 2 Areolenreihen je Faszikel. Abb. 6. *Stephanodiscus minutulus/parvus* mit zentralem Stützenfortsatz. Abb. 7-9. *Stephanodiscus hantzschii*. Unterschiedlich stark verkieselte, grob und fein strukturierte Schalen. Abb. 7, 9 Schalenzentrum mit Anulus. Abb. 7, 8. Der marginale Lippenfortsatz (s. Pfeile) unterbricht die regelmäßige Anordnung der Randdornen (s. Håkansson & Bailey-Watts 1993). Abb. 9-16. *Cyclotella*-Arten. Abb. 9. *Cyclotella stelligera* (Bildmitte) mit ausgeprägtem sternförmigen Mittelfeld und unverzweigten Randstreifen (Interstriae). Abb. 10-11. *Cyclotella pseudostelligera*-Frusteln. Theken einer Zelle mit sternförmigen (a) und strukturlosem Zentralfeld (b). Theken (a) mit unregelmäßig verzweigten Striae (s. Pfeil in Abb. 10) und hellen Punkten am Schalenrand (röhrenförmige Öffnungen



der marginalen Stützenfortsätze, Pfeile in Abb. 11). Abb. 12, 13. *Cyclotella meneghiniana*. Abb. 13. Zentralfeld deutlich tangential gewellt. Abb. 14, 15. *Cyclotella atomus*-Frusteln. Theke (a) und (b) mit zueinander versetzt angeordneten, zentralen Stützenfortsätzen. Abb. 1, 7, 14. Flakensee, Abb. 2. Großer Müggelsee, Abb. 3, 4. Rosinsee, Abb. 5, 6, 13. Flakensee-Zufluß Wolt. Schleuse, Abb. 7. Krumme Lake, Abb. 8, 9, 15. Müggelsee-Zufluß, Abb. 10, 11, 12. Parsteiner See. Abb. 1-15. LM, Phasenkontrast. Alle Maßstäbe = 10 µm, in Abb. 1.1 für Abb. 1-5, 7, 8, 12, 13, in Abb. 10a. Für Abb. 10, 11, 14, 15.

Flakensee und seinen beiden Zuflüssen, beobachtet werden (Tab. II). Auch die Verbreitung von *Tabellaria flocculosa* schränkt sich im hier untersuchten Gewässerspektrum auf wenige Gewässer ein. So kommt diese Art hauptsächlich in den meso- bis eutrophen Gewässern vor, wobei in den Planktonproben der tiefen Seen die Pelagialformen ("Freiwasserform" im Parsteiner See; Tafel III: Abb. 14) und in denen der flachen dystrophen Seen die eingedrifteten benthischen Zellformen ("Aufwuchsform" im Großen Plagesee; Tafel III: Abb. 15) dieser Art vertreten sind (Krammer & Lange-Bertalot 1991).

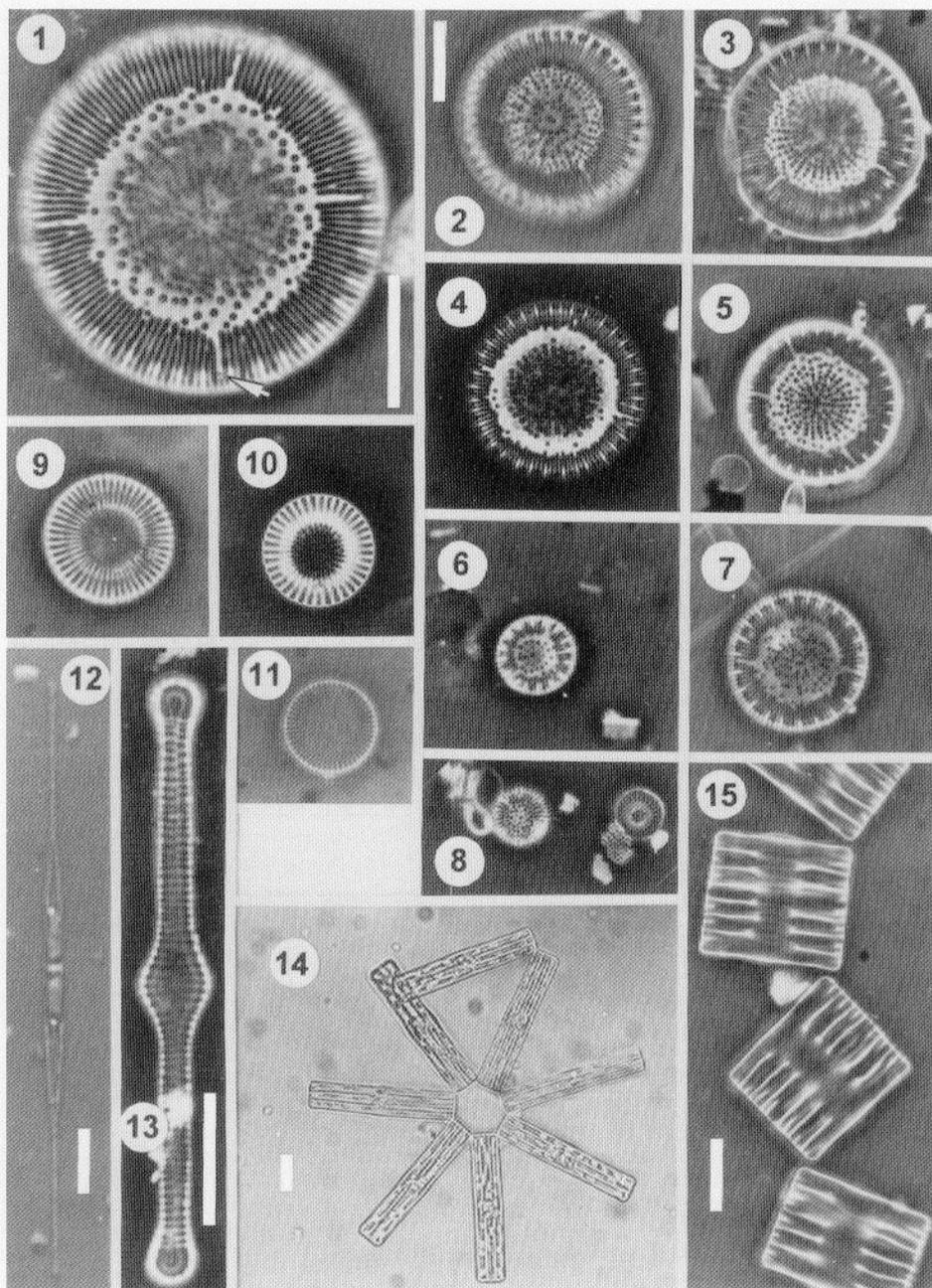
### Diskussion

Bei der qualitativen Phytoplanktonanalyse steht die Bewertung morphologischer Merkmale im Vordergrund. Aufgrund paralleler taxonomischer Fragestellungen bei den Diatomeen und bei den Grünalgen bietet es sich an, die Merkmalsvariabilität einzelner Diatomeenarten übergreifend zu ausgewählten Grünalgenarten zu erörtern. Die Komplexität der oben beschriebenen Merkmalsausprägungen am Beispiel von *Cyclotella*-Arten erfordert eine Diskussion über die Variabilität von Strukturen auf zwei Ebenen — zwischen und innerhalb von Individuen.

Eine Merkmalsvariabilität zwischen einzelnen Individuen kann eng an den Modus der Zellteilung gekoppelt sein. So liegt die Vermutung nahe, daß bei *Cyclotella radiosa* die unterschiedliche Zahl der verkürzten Striae weniger artspezifisch (*C. radiosa*/*C. bodanica* s. Hustedt in Huber-Pestalozzi 1942), sondern eher allgemein in Abhängigkeit vom Valvendurchmesser variiert. Merkmale, die deutlich mit dem Valvendurchmesser korrelieren, sind deshalb als quantitatives Merkmal zur Abgrenzung von Arten weniger bedeutsam (z.B. Geissler 1970a, 1982, 1986; Theriot & Stoermer 1984; Teubner 1995). Eine Untersuchung der Merkmalsvariabilität in Abhängigkeit von der Zellgröße ist gerade bei den Diatomeen sinnvoll, da durch die Größenreduktion infolge vegetativer Zellteilungen einerseits und die Bildung maximaler Zellgrößen durch den Schritt der generativen Fortpflanzung andererseits (Tafel I: Abb. 1-3) eine weite Zellgrößenspanne in einer Population auftreten kann. In Planktonproben liegt allgemein ein breiteres Zellgrößenspektrum einer jeweiligen Diatomeenart vor (z.B. Round 1982, Jewson 1992, Pérez-Martínez et al. 1992).

Merkmalsänderungen, die in enger Abhängigkeit zur Zellgröße stehen, stellen im allgemeinen ein Kontinuum dar. Inwieweit sind aber auch sprunghafte Veränderungen

Tafel III. Abb. 1-11: Solitäre zentrische Diatomeen. Abb. 1-8. *Cyclotella radiosa* aus verschiedenen Habitaten. Am Schalenrand jeder 3.-4.(5.) Rippe liegt eine Schattenlinie. Anzahl verkürzter Randstreifen (Striae) je Schalenfläche variiert. Am Ende der verkürzten Striae sind meist die Öffnungen der Lippenfortsätze erkennbar (s. Pfeil in Abb. 1). Abb. 8. *C. radiosa* (links) nur wenig größer als *C. pseudostelligera*. Abb. 9, 10. *Cyclostephanos dubius* mit feiner bzw. grober Areolierung. Abb. 11. *Cyclostephanos invisitatus*. Anulus in Schalenmitte. Abb. 12-15. Pennales. Abb. 12. *Nitzschia acicularis*. Abb. 13-15. *Tabellaria flocculosa*. Abb. 13. Schalenansicht zeigt stärkere Erweiterung der Axialarea in der Schalenmitte sowie Dörnchen am Schalenrand (s. oberer Bildteil). Abb. 14, 15. Gürtelbandansichten. Abb. 14. Sternförmige Kolonie aus einem tiefen, mesotrophen See. Abb. 15. Zickzack-kettenförmige Kolonie aus einem

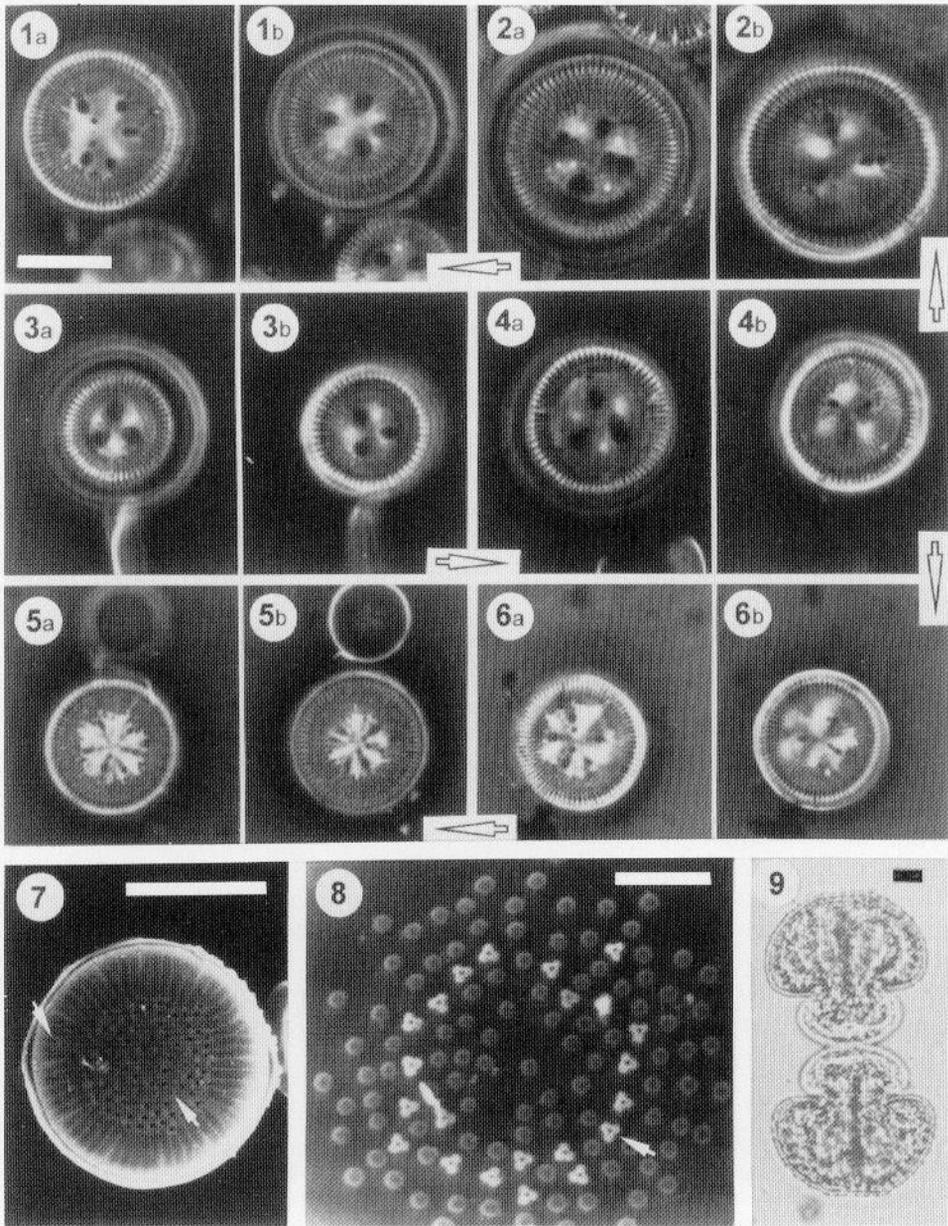


flachen, dystrophen See. Abb. 1, 3, 9. Müggelsee-Zufluß. Abb. 2, 7, 12. Großer Müggelsee. Abb. 4. Rosinsee. Abb. 5. Flakensee. Abb. 6. Kieselsee. Abb. 7. Krumme Lake. Abb. 10. Parsteiner See. Abb. 11. Flakensee-Zufluß. Abb. 13, 14. Parsteiner See. Abb. 15. Großer Plagesee. Abb. 1-15. LM. Abb. 1-11, 13, 15. Phasenkontrast. Abb. 12, 14. Lebensprobe. Alle Maßstäbe = (VG)10  $\mu$ m, in Abb. 2 für Abb. 2-11.

bei Diatomeen denkbar? In der Literatur zur Systematik der Chlorococcales (Chlorophyceae), speziell bei *Scenedesmus*-Arten, sind beispielsweise sprunghafte Merkmalsänderungen der Zellwandstrukturen beschrieben worden. Analog zu der Systematik der Diatomeen werden auch bei *Scenedesmus* häufig Zellwandstrukturen als taxonomisch signifikante Differentialmerkmale, z.B. das Vorhandensein von Stacheln, Rippen und Wärrchen, gewertet. Mit Kulturversuchen an Klonen wurde jedoch die Stabilität dieser Merkmalsausprägungen in den letzten Jahren für mehrere *Scenedesmus*-Arten widerlegt oder zumindest in Frage gestellt (Trainor & Egan 1991). So konnten etwa Hegewald (1989) und Hegewald & Schnepf (1991) an Kulturen zeigen, daß bei aufeinanderfolgenden Generationen im selben Klon je nach Nährstoffbedingungen entweder Stacheln oder Rippen gebildet werden können. In natürlichen Populationen (Freilandmaterial) läßt sich dieser Gestaltwechsel bei *Scenedesmus* jedoch schwer nachvollziehen, weil nach der Autosporelation die frei gewordenen Tochterzellen keinen räumlichen Konnex zu den Mutterzellwänden haben. Analog lassen sich mit der Analyse getrennt liegender (einzelner) Diatomeen-Theken zwar recht einfach Cluster verschiedener phänotypischer Schalenmuster erkennen, aber die Information über eine mögliche sprunghafte Merkmalsvariation zwischen zwei aufeinanderfolgenden Zellteilungen kann nicht einfließen.

Eine andere Qualität der Betrachtungsweise ergibt sich mit der Beschreibung der Merkmalsvariabilität innerhalb der einzelnen Individuen. Gleichmaßen interessante Ansatzpunkte zur Untersuchung der innerartlichen Variabilität bieten dabei die Diatomeen und die Desmidiaceae (Conjugatophyceae), deren Zellen durch die Existenz von Halbzellen bzw. halben Zellwänden gekennzeichnet sind. Den Arten dieser beiden Algengruppen ist gemeinsam, daß bei der vegetativen Zellteilung jeweils eine Hälfte der Mutterzellwand auf die beiden Tochterzellen übergeht und nur die fehlende Hälfte neu gebildet wird (siehe *Cosmarium depressum* (Näg.) Lundell, Tafel IV: Abb. 9). Somit vereinen diese Individuen in sich - über Generationen - zeitlich getrennt gebildete Zellwandstrukturen. Nach Vollzug einer Zellwandmorphogenese ist die Strukturbildung abgeschlossen. Einmal ausgebildete, zellulosehaltige bzw. verkieselte Zellwandstrukturen (Größe, Form, Oberfläche) sind manifest. Eine Veränderung morphologischer Strukturen, bedingt z.B. durch wechselnde Umweltbedingungen infolge räumlicher (z.B. Transfer zwischen Pelagial- und Litoralzonen im Gewässer, Eintrag von Arten über einen Gewässer-Zufluß) und zeitlicher (z.B. saisonal verschiedene Nährstoffverfügbarkeit) Veränderungen, könnte erst mit der Zellwandmorpho-

Tafel IV. Abb. 1-6: *Cyclotella kuetzingiana/ocellata/comensis*. Die beiden Theken (a, b) einer jeweiligen Frustel werden gezeigt. Abb. 1a. "*C. kuetzingiana* var. *planetophora*"-Muster. Abb. 2b. "*C. kuetzingiana* var. *radiosa*"-Muster. Abb. 3. "*C. ocellata*"-Muster. Abb. 5. "*C. comensis*"-Muster. Angesichts der morphologischen Unähnlichkeit zwischen zwei Theken (a, b) einer einzelnen Zelle einerseits und dem gleitenden Übergang zwischen ähnlichen Theken verschiedener Zellen (s. Bild-Pfeil) andererseits, lassen sich die unterschiedlichen Schalenmuster gedanklich miteinander verbinden. Letztes wird anhand folgender Serie von Thekenpaaren illustriert: "*C. ocellata*"-Muster - "*C. kuetzingiana* var. *planetophora*"-Muster: 3a/b, 4a → 4b, 2b → 2a, 1b → 1a; "*C. ocellata*"-Muster - "*C. comensis*"-Muster: 3a/b, 4a → 6a, 5b/a. Abb. 7, 8. *C. radiosa*. Abb. 7. Außenansicht der Schale, Lippenfortsatz am Ende verkürzter Striae (s. Pfeil links), kleine Öffnungen der zentralen Stützfortsätze (s. Pfeil rechts) zwischen den Areolen. Abb. 8. Innenansicht des Schalenzentrums, zentrale Stützenfortsätze mit je 3 Satellitenporen sind deutlich er-



kennbar (s. Pfeil). Abb. 9. *Cosmarium depressum*. Vegetative Zellteilung. Jeweils eine Mutterzellwandhälfte (große Halbzellen im Bild oben und unten) wird in die Tochterzelle übernommen. Analogie zwischen einzelligen Diatomeen und Desmidiaceen: Es sind Individuen mit - über Generationen - zeitlich getrennt gebildeten Zellwandstrukturen. Abb. 1, 2, 3. Kieseer. Abb. 4. Rosinsee. Abb. 5, 6. Parsteiner See. Abb. 7. Krumme Lake. Abb. 8. Großer Müggelsee. Abb. 9. Parsteiner See. Abb. 7. von R. Klee. Abb. 1-6. LM. Phasenkontrast. Abb. 7, 8. REM. Abb. 9. LM, Formaldehydfixierte Probe. Abb. 1-7, 9. Maßstab = 10  $\mu\text{m}$ , in Abb. 1a. Abb. 8. Maßstab = 1  $\mu\text{m}$ .

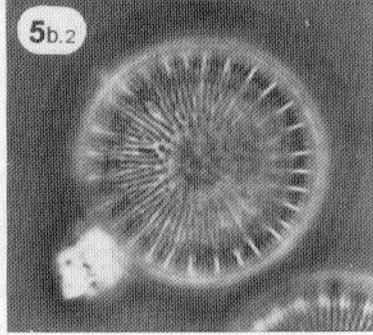
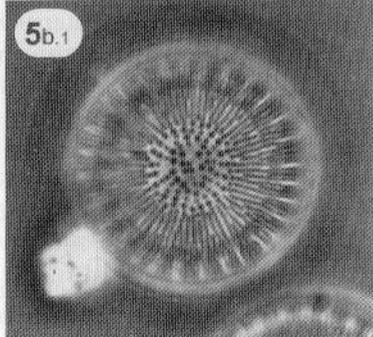
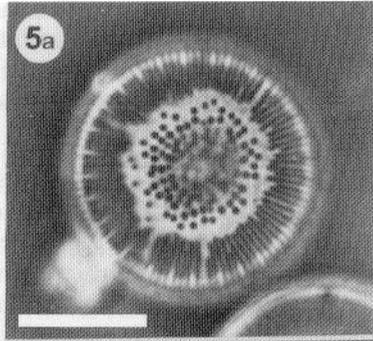
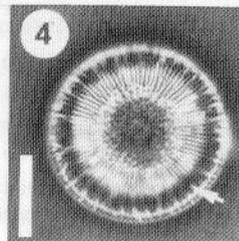
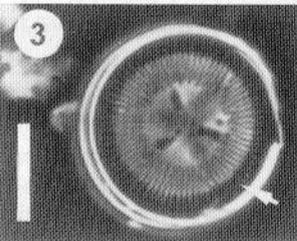
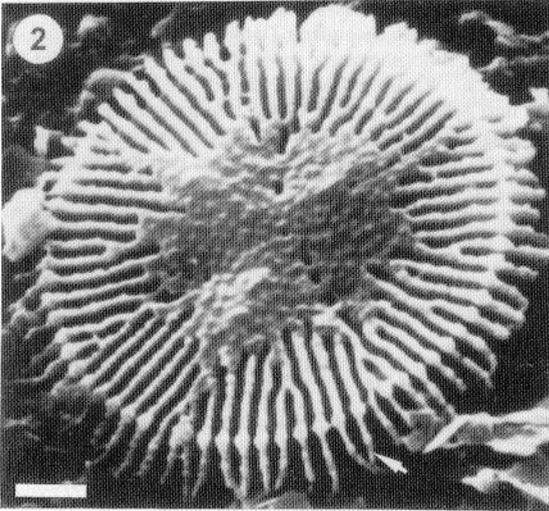
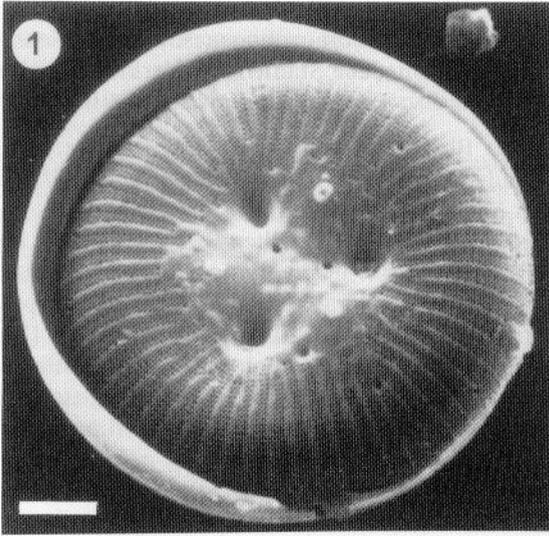
genese der folgenden Generation, d.h. mit der Neubildung der fehlenden Tochterzellwandhälfte, geprägt werden (vergleiche oben *Scenedesmus*). Die Information über einen sprunghaften Wechsel der Merkmalsausprägung zwischen den Generationen bliebe hier innerhalb eines Individuums aufgezeichnet und könnte somit evident die Variabilität polymorpher Sippen bei diesen beiden Algengruppen veranschaulichen.

Tatsächlich wurden beispielsweise für den *Staurastrum tohopekaligense*-Komplex (Desmidiaceales) phänotypisch verschiedene Halbzellen beschrieben (Ling & Tyler 1995). Aufgrund einer hohen Merkmalsplastizität innerhalb der Individuen konnten die Beschreibungen von mehreren Sippen paarweise überlappend miteinander kombiniert werden. Dabei zeigte sich eine größere morphologische Variabilität in den flachen tropischen Gewässern, während die Populationen in den tiefen, stabil geschichteten Seen weniger vielgestaltig waren (vergl. zu litoralen und pelagialen Zellformen von *Tabellaria flocculosa* in Krammer & Lange-Bertalot 1991).

Analog kann für *Cyclotella kuetzingiana/ocellata/comensis* ein vernetztes Überlappen verschiedener "Muster" innerhalb der Frusteln nachgewiesen werden. Wie an anderer Stelle gezeigt wurde, lassen sich daher diese verschiedenen Schalenmuster einer Art zuordnen und drücken folglich eine weite Spanne der phänotypischen Plastizität aus (Teubner 1995). Es zeigt sich dabei die Tendenz, daß in den vier untersuchten Gewässern mit unterschiedlicher Morphometrie und Nährstoffverhältnissen die Theken mit "*C. kuetzingiana* var. *planetophora/radiosa*"-, "*C. ocellata*"- bzw. "*C. comensis*"-Muster verschieden häufig paarweise miteinander kombiniert vorkommen. Diese unterschiedliche Variationsbreite der verkieselten Schalenstruktur in den untersuchten Populationen steht jedoch nicht im Widerspruch zu der Vereinigung dieser Schalenmuster auf der Ebene der Artbeschreibung.

Bei der Interpretation verschiedenartiger Schalenmuster wird darüber hinaus die Relevanz der Zellwandmorphogenese für taxonomisch-limnologische Fragestellungen deutlich. Das Phänomen der unterschiedlichen Länge der Randstreifen zwischen zwei Theken einer Frustel konnte sowohl bei *C. kuetzingiana/ocellata/comensis* als auch bei *C. radiosa* beobachtet werden. Schultz & Trainor (1969) beschreiben das Auftreten verschieden langer Striae am Beispiel überlappender "*C. meneghiniana*"- und "*C. cryptica*"-Muster innerhalb einer Frustel. Es ist zu erwarten, daß dieses Erscheinungsbild abgestufter Striae-Längen innerhalb einer Zelle bei weiteren Sippen der

Tafel V. Aspekte der Zellwandmorphogenese bei *Cyclotella*. Abb. 1, 2. *Cyclotella kuetzingiana/ocellata/comensis*, Außenansicht der Schalen. Abb. 1. Vollständig verkieselte Theke. Am Schalenrand sind gebündelte Areolenreihen (Striae) und Interstriae sichtbar. Abb. 2. Unvollständig verkieselte Theke mit Rippen. Striae und Kammern (Alveolen, s. Pfeil) fehlen. Abb. 3, 4. Der dunkle Schalenrand (s. Pfeile) verweist auf das Stadium der Kammerbildung. Abb. 3. *Cyclotella kuetzingiana/ocellata/comensis*. Abb. 4. *C. radiosa*. Abb. 5, 6. Die beiden Theken (a, b) einer Frustel repräsentieren möglicherweise verschiedene Stadien der Zellwandmorphogenese. Innerhalb einer Frustel liegen den Theken (a) mit zum Schalenrand zurückgedrängten Streifen solche Theken (b) gegenüber, bei denen die Streifen weit in die Schalenmitte reichen. Abb. 5. *Cyclotella radiosa*. Abb. 5b 1, 2. Fokusvarianten der Theke (b) zeigen die unregelmäßige Vergablung der Rippen. Abb. 6. *Cyclotella kuetzingiana/ocellata/comensis*. Abb. 1, 2, 4, 6. Rosinsee. Abb. 3. Kieselsee. Abb. 5. Großer Müggelsee. Abb. 1, 2. REM, Maßstab = 2 µm. Abb. 3-6. LM, Phasenkontrast, Maßstab = 10 µm.



Gattung *Cyclotella* nachgewiesen werden kann (vergl. auch Geissler 1970b). Diese, möglicherweise den allgemeinen Prozeß der Zellwandmorphogenese repräsentierenden Unterschiede der Zellwandstruktur (verschiedene Stadien der Verkieselung bei Epi- und Hypotheka einer Frustel), haben also keine taxonomische Signifikanz.

Die Bestimmung der Diatomeentaxa der Phytoplanktonproben der hier untersuchten Gewässer führte zu einer Auseinandersetzung mit Problemen der Dynamik der Morphogenese, der Zellzyklen und der Merkmalsvariabilität der Organismen aus unterschiedlichen Gewässertypen/Lebensräumen. Die vorgestellten Beispiele machen die Bedeutung einer differenzierteren Algendiagnostik für die limnologischen Untersuchungen deutlich, da nur nach Klärung der Merkmalsvariabilitäten/Merkmalsausprägungen aussagekräftige Quantifizierungen möglich werden. Da das Spektrum der Diatomeenarten in den hier untersuchten Gewässern recht ähnlich ist, ist eine deutlichere Differenzierung der Phytoplanktonzusammensetzung erst mit dem Vergleich der Biovolumina dieser Diatomeenarten zu erwarten (Teubner: in Vorbereitung).

#### Danksagung

Ich bedanke mich für die wertvollen Diskussionen zur Diatomeensystematik bei Frau Prof. U. Geissler, Frau Dr. H. Håkansson und Herrn Dipl.-Ing. R. Klee. Mein besonderer Dank gilt auch Frau Dr. A.-M. M. Schmid für die detaillierte Diskussion zur Zellwandmorphogenese sowie für die Möglichkeit der Untersuchung der *Cyclotella*-Frusteln im REM. Frau E. Wachsmuth danke ich für die Unterstützung bei der Präparation der Diatomeen. Probenahme und Analysen wurden 1990-92 im Rahmen eines gemeinsamen Projektes zur regionalen Limnologie zwischen der FG Limnologie der Technischen Universität Berlin (Leitung Herr Prof. W. Ripl) und der FG Ökologie der Humboldt-Universität zu Berlin (Leitung Prof. J.-G. Kohl) durchgeführt. Die Untersuchung der Berliner Gewässer 1992/93 wurde mit einem Forschungsprojekt in der FG Ökologie der Humboldt-Universität (Leitung Prof. J.-G. Kohl) vom Bundesminister für Forschung und Technologie Bundesminister (BEO 339400A) gefördert und finanziert.

#### Literatur

- ANAGOSTIDIS, K. & J. KOMÁREK (1985): Modern approach to classification system of cyanophytes, 1-introduction. - Arch. Hydrobiol. Suppl. **71** (Algol. Stud. **38/39**): 291-302.
- ANWARD, K. (1973): Gewässerverzeichnis der Seen- und Flußfischerei der DDR. - Institut für Binnenfischerei Friedrichshagen, Berlin.
- COX, E.J. (1993): Diatom systematics - a review of past and present practice and a personal vision for future development. - Beih. Nova Hedwigia **106**: 1-20.
- ETTL, H. (1993): Bemerkungen zur gegenwärtigen Diatomeen-Systematik. - Nova Hedwigia **56**: 367-388.
- GEISSLER, U. (1970a): Die Schalenmerkmale der Diatomeen. Ursachen ihrer Variabilität und Bedeutung für die Taxonomie. - Beih. Nova Hedwigia **31**: 511-535.
- GEISSLER, U. (1970b): Die Variabilität der Schalenmerkmale bei den Diatomeen. - Nova Hedwigia **19**: 623-773.
- GEISSLER, U. (1982): Experimentelle Untersuchungen zur Variabilität der Schalenmerkmale bei einigen zentralen Süßwasser-Diatomeen, 1. Der Einfluß unterschiedlicher Salzkonzentrationen auf den Valva-Durchmesser von *Stephanodiscus hantzschii* Grunow. - Beih. Nova Hedwigia **73**: 211-247.
- GEISSLER, U. (1986): Experimental investigation on the variability of frustule characteristics of several freshwater diatoms, 2. The influence of different salt concentrations on some valve structures of *Stephanodiscus hantzschii* Grunow. - In: RICARD, M. (ed.): Proceedings of the 8th International Diatom Symposium, Paris **1984**: 59-66. Koeltz Koenigstein.

- GEISSLER, U. & R. JAHN (1986): Intraspecific taxa of diatoms as indicators of water quality? - In: RICARD, M. (ed.): Proceedings of the 8th International Diatom Symposium, Paris 1984: 766-772. Koeltz Koenigstein.
- HÅKANSSON, H. (1986): A taxonomic reappraisal of some *Stephanodiscus* species (Bacillariophyta). - Brit. phycol. J. **21**: 25-37.
- HÅKANSSON, H. (1988): A study of species belonging to the *Cyclotella bodanica/compta* complex (Bacillariophyceae). - In: ROUND, F.E. (ed.): Proceedings of the 9th International Diatom Symposium, Bristol 1986: 329-354. Koeltz Koenigstein.
- HÅKANSSON, H. & A.E. BAILEY-WATTS (1993): A contribution to the taxonomy of *Stephanodiscus hantzschii* GRUNOW, a common freshwater planktonic diatom. - Diatom Res. **8**: 317-332.
- HÅKANSSON, H. & J.R. CARTER (1990): An interpretation of Hustedt's terms "Schattenlinie", "Perlenreihe" and "Höcker" using specimens of the *Cyclotella radiosa*-complex, *C. distinguenda* Hust., and *C. cyclopuncta* nov. sp. - J. Iowa Acad. Sci. **97**: 153-156.
- HEGEWALD, E. (1989): The *Scenedesmus* strains of the culture collection of the University of Texas at Austin (UTEX). - Arch. Hydrobiol., Suppl. **82** (Algol. Stud. **55**): 153-189.
- HEGEWALD, E. & E. SCHNEPF (1991). *Scenedesmus abundans* (Kirchn.) Chod., an older name for *Chlorella fusca* Shin. et Krauss. - Arch. Protistenkd. **139**: 133-176.
- HUBER-PESTALOZZI, G. (1942): Das Phytoplankton des Süßwassers, Systematik und Biologie, 2. Teil, 2. Hälfte, Diatomeen. - In: Binnengewässer, Vol. 16. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.
- JEWSON, D.H. (1992): Life cycle of a *Stephanodiscus* sp. (Bacillariophyta). - J. Phycol. **28**: 856-866.
- KLEE, R. & C. STEINBERG (1987): Kieselalgen Bayerischer Gewässer. Informationsberichte Bayerisches Landesamt für Wasserwirtschaft. - In: Loseblattsammlung Bayer. Landesamt, Teil 4, München.
- KOMÁREK, J. (1987): Species concept in coccal green algae. - Arch. Hydrobiol., Suppl. **73** (Algol. Stud. **45**): 437-471.
- KRAMMER, K. & H. LANGE-BERTALOT (1986): Bacillariophyceae - 1. Teil: Naviculaceae. - In: Ettl, H., J. Gerloff, H. Heynig & D. Mollenhauer (eds): Süßwasserflora von Mitteleuropa, Vol. 2. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart und Jena.
- KRAMMER, K. & H. LANGE-BERTALOT (1988): Bacillariophyceae - 2. Teil: Centrales, Bacillariaceae, Epithemiaceae, Suriellaceae. - In: Ettl, H., J. Gerloff, H. Heynig & D. Mollenhauer (eds): Süßwasserflora von Mitteleuropa, Vol. 2. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart und Jena.
- KRAMMER, K. & H. LANGE-BERTALOT (1991): Bacillariophyceae - 3. Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. - In: Ettl, H., J. Gerloff, H. Heynig & D. Mollenhauer (eds): Süßwasserflora von Mitteleuropa, Vol. 2. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart und Jena.
- LANGE-BERTALOT, H. (1990): Current biosystematic research on diatoms and its implications for the species concept. - Limnetica **6**: 13-22.
- LING, H.U. & P.A. TYLER (1995): *Staurastrum tohopekaligense* species cluster. - Arch. Hydrobiol., Suppl. **106** (Algol. Stud. **76**): 27-60.
- PÉREZ-MARTÍNEZ, C., L. CRUZ-PIZARRO & SÁNCHEZ-CASTILLO (1992). Auxosporulation in *Cyclotella ocellata* (Bacillariophyceae) under natural and experimental conditions. - J. Phycol. **28**: 608-615.
- PICKETT-HEAPS, J., A.-M. SCHMID & L. EDGAR (1990): The cell biology of diatom valve formation. - In: ROUND, F.E. & D.J. CHAPMAN (eds): Progress in Phycological Research **7**: 1-168. Bioscience Resource Project, Bristol.
- REYNOLDS, C.S. (1984): The ecology of freshwater phytoplankton. - Cambridge University Press, Cambridge.
- ROSS, R., E.J. COX, N.I. KARAYEVA, D.G. MANN, T.B.B. PADDOCK, R. SIMONSEN & P.A. SIMS (1979): An amended terminology for siliceous components of the diatom cell wall. - Beih. Nova Hedwigia **64**: 513-533.

- ROUND, F.E. (1982): Auxospore structure, initial valves and the development of populations of *Stephanodiscus* in Farmoor Reservoir. - *Ann. Bot.* **49**: 447-459.
- ROUND, F.E., R.M. CRAWFORD & D.G. MANN (1990): The diatoms. Biology & morphology of the genera. - Cambridge University Press, Cambridge.
- SCHMID, A.-M.M. (1994): Aspects of morphogenesis and function of diatom cell walls with implications for taxonomy. - *Protoplasma* **181**: 43-60.
- SCHULZ, M.E. & F.R. TRAINOR (1969): Production of male gametes and auxospores in a polymorphic clone of the centric diatom *Cyclotella*. - *Canad. J. Bot.* **48**: 947-951.
- SNEATH, P.H. & R.R. SOKAL (1973): Numerical taxonomy. - W.H. Freeman & Co., San Francisco.
- SOMMER, U. (1994): Planktologie. - Springer Verlag, Berlin.
- 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**: 191-205.
- THERIOT, E. & E. STOERMER (1984): Principal component analysis of *Stephanodiscus*: Observation on two new species from *Stephanodiscus niagarae* complex. - *Bacillaria* **7**: 37-53.
- TRAINOR, F.R. & P.F. EGAN (1991): Discovering the various ecomorphs of *Scenedesmus*: The end of a taxonomic era. - *Arch. Protistenkd.* **139**: 125-132.
- TRAINOR, F.R., H.L. ROWLAND, P.A. WINTER & P.L. BONANOMI (1971): Some examples of polymorphism in algae. - *Phycologia* **10**: 113-119.

Received 14 November 1995, accepted in revised form 20 June 1996.